DER EINFLUSS VON AETHYLEN AUF DIE WUCHSSTOFFBILDUNG BEI AVENA UND VICIA

VON

P. A. VAN DER LAAN.

INHALTSVERZEICHNIS.

EINLEITUNG.

Will man über die Lebenserscheinungen der Pflanzen etwas erfahren, so verfährt man gewöhnlich nach folgender Methode: Man wechselt einen der Aussenfaktoren, für den die Pflanzen empfindlich sind, und hält alle anderen Faktoren konstant; hierauf antworten die Pflanzen mit besonderen Reaktionen. Eine derartige Arbeit setzt sich zum Ziele, diesen Erscheinungen nachzugehen und aus den Ergebnissen Schlüsse über das Wesen der pflanzlichen Lebenserscheinungen zu ziehen.

In der vorliegenden Arbeit wird der Aussenfaktor: frische Luft durch Hinzufügung von ein wenig Aethylen verändert.

Die Pflanzen sind für Aethylen, den schädlichsten Bestandteil des Leuchtgases, ausserordentlich empfindlich und die Änderungen, die dabei auftreten, sind sehr mannigfaltig. Zwei dieser Aethyleneinflüsse sollen hier näher untersucht werden, nämlich:

a. Die Verringerung des Längenwachstums der Keimpflanzen von Avena sativa.
b. Der horizontale Wuchs der sonst vertikal wachsenden Sprosse von Keimpflanzen von Vicia Faba.

Ich untersuche also speziell Wachstumsänderungen und will besonders die Rolle des best bekannten pflanzlichen Hormons, des Wuchsstoffes, bei diesen Aethyleneinflüssen nachprüfen.

ERSTER ABSCHNITT.

§ 1. *Allgemeine Literaturübersicht.*

Liest man die Literatur über die Schädigungen, die das Wachstum der Pflanzen durch Leuchtgas oder durch Aethylen erleidet, so bekommt man keineswegs ein einheitliches Bild. Entweder findet man mehr oder weniger starke Hemmungen, oder die Schädigung ist nicht deutlich ausgeprägt, oder es treten Förderungen auf. Die Empfindlichkeit schwankt sehr mit den verschiedenen Arten, mit den Stadien des Wachstums, — und mit den Experimentatoren.

Die Landwirtschaft bemühte sich zuerst um den Leuchtgasschaden; die ältesten Forscher (Girardin 1864; Virchow 1870; Kny 1871; Spaeth und Meyer 1873) untersuchten Strassenbäume. Kny berichtet schon von der verschiedenen Empfindlichkeit verschiedener Arten; Spaeth und Meyer melden, dass in der Wachstumsperiode das Gas am schädlichsten einwirkt. Dann treten Blattabfall und Kambiumsterben auf.

Wiesner (1878) untersuchte die Einwirkung von Licht und Schwerkraft auf Phaseolus-Keimpflanzen. Als Lichtquelle benutzte er eine Gasflamme, die andauernd brannte. Es stellte sich heraus, dass die Pflänzchen eine verschiedene Lichtkrümmung zeigen, je nachdem ob sich die Vorder-

oder Hinterseite krümmt (die Vorderseite ist die Stelle, wo sich der Same an den Keimpflanzen befindet). Die Seiten sind also ungleich wachstumsfähig; es besteht die Tendenz, von den Samen weg zu wachsen: die Vorderseite wächst anfangs schneller, darauf holt die Hinterseite auf, sodass der Spross sich aufrichtet, dann wächst die Vorderseite wieder schneller; schliesslich entsteht ein wellenartiger, horizontaler Wuchs, den Wiesner „undulierende Nutation" nannte. Schon Sachs (Lehrb. d. Bot. 4 Aufl. 1874 S. 828/829) erwähnt die Nutation bei der Besprechung dieses von ihm begründeten Begriffes. Die Erscheinung zeigt sich auch bei Vicia Faba, Pisum sativum, und anderen Arten. Die Ursache der Erscheinung ist nach Wiesner in ungünstigen Wachstumsbedingungen zu suchen.

Neljubow (1901; 1911) konnte zeigen, dass dies nicht der Fall war. Es stellte sich heraus, dass unreine Luft, besonders geringe Dosen Leuchtgas die Hand im Spiele hatten; an eine autonome Nutation glaubte er nicht, nach seinen Vorstellungen sollte das Leuchtgas bei den Pflanzen eine geotropische Umstimmung veranlassen, wobei sich der negative Geotropismus in einen transversalen verwandelt. Es ist gleichgültig, von welchem Stand der Pflanze man ausgeht, immer stellt sich nach seiner Meinung der Spross im Gas horizontal, verhält sich also wie eine Seitenwurzel.

Richter (1903—1910) baut auf den Einsichten von Wiesner weiter. Eine autonome Nutation soll zum Vorschein kommen, wenn das Gas den negativen Geotropismus abschwächt. Unter normalen Umständen unterdrückt der Geotropismus die Nutation. Als Beweis für seine Auffassung, gegen die von Neljubow, führt er an, dass die Sprosse unabhängig von ihrer Lage immer von den Samen weg wachsen. Die gleiche Nutation tritt hervor, wenn Richter bei normalen Pflanzen den negativen Geotropismus durch Klinostatieren aufhebt.

Knight & Crocker (1913) bestimmen die Konzen-

tration des Gases, bei der die genannten Erscheinungen bei Pisum gerade noch auftreten. Aethylen zeigt sich am wirksamsten, schon 0,0001 % hat Erfolg. Sie untersuchen weiterhin die Beschädigungen durch Tabaksrauch nach dem Vorbild der Untersuchungen von Molisch (1911), und schliessen daraus, dass Aethylen wahrscheinlich auch in diesem Fall der schädliche Faktor sei. Der Gaseinfluss besteht aus drei Teilen („triple response"):

1. Hemmung des Längenwachstums,
2. Förderung des Dickenwachstums,
3. Horizontale Nutation in der wachsenden Zone.

Weiter sei die ausführliche, aber experimentell nicht befriedigende Arbeit von Sorauer (1916) erwähnt; er setzt seine Versuchspflanzen in einen Raum, in dem andauernd eine Gasflamme brennt. Die starken Schäden, die dann auftreten, vergleicht er mit denen, die durch Sauerstoffmangel verursacht werden. Er findet einige Übereinstimmung, und, als Sorauer weiterhin Transpirations- und Assimilationshemmungen nachweisen zu können glaubt, die seines Erachtens als Folgen des Sauerstoffmangels auftreten, schliesst er, dass die sämtliche Gasbeschädigungen auf Erscheinungen, die als Folgen von Sauerstoffmangel beschrieben wurden, zurückzuführen sind. Seine Arbeit bezieht sich aber auf andauernde, schwere und dadurch komplizierte Gasschäden, die sich mit den Ergebnissen anderer Forscher nicht ohne weiteres vergleichen lassen.

Später erschien noch die Arbeit von Wehmer (1917—1918), der Leuchtgasbeschädigungen bei verschiedenen Pflanzengruppen beschrieb.

Die älteren Autoren beobachteten fast immer mehr oder weniger ausgesprochene Wachstumshemmungen. Einen stimulierenden Einfluss des Aethylens auf das Wachstum entdeckt man ja nur, wenn man mit ganz bestimmten Gaskonzentrationen arbeitet; wie viele Gifte, wirkt auch Aethylen in ganz geringer Menge förderend.

Eine häufig auftretende Stimulationserscheinung ist die epinastische Krümmung schon erwachsener Blätter unter dem Einfluss von Leuchtgas oder Aethylen. Wächter (1905) entdeckte die Erscheinung, Molisch (1911) zeigte ihr Auftreten bei Pflanzen, die der Einwirkung von Tabaksrauch ausgesetzt sind und Doubt (1917) bei vielen Pflanzen unter Einfluss von Leuchtgas; Schwarz (1927) teilt ausserdem mit, dass die gleichen Erscheinungen nach dreistündigen Aufenthalt in Wasser von 35° C auftraten. Sie konnte weiter durch anheften von Marken auf dem Blattstiele feststellen, dass die Epinastie eine Wachstums- und keine Variationsbewegung ist.

Am besten untersuchten Crocker, Zimmerman & Hitchcock (1932) die durch Aethylen verursachte Epinastie. Sehr viele Pflanzen wurden auf ihre Empfindlichkeit geprüft; nur 36 % zeigten eine deutlich ausgeprägte Epinastie. Die Erscheinung wurde an einer Tomatenpflanze gefilmt, dabei ergab sich, dass die Nutationen und Schlafbewegungen der Blätter in Aethylen aufhörten, es trat eine gewisse Starre auf. Der Anteil des Geotropismus an der Epinastie wird eingehend untersucht: klinostatieren sie um eine horizontale Achse, so bleibt zwar nur 40 % der Epinastie übrig, sie bleibt aber in jedem Fall bestehen. Anscheinend hat der Geotropismus einen hervorragenden Anteil am Zustandekommen der Erscheinung, aber der einzige bedingende Faktor ist er nicht; auch innere Faktoren haben die Hand im Spiele. Dasselbe gilt für das horizontale Wachstum der Keimlinge.

Eine dritte Reihe von Erscheinungen ist durch die Anforderungen der Technik bekannt worden. In Amerika wird die ausserordentliche Empfindlichkeit von Pflanzen gegen Aethylen in mannigfaltiger Weise ausgenutzt. Da vor einiger Zeit eine gute Übersicht erschienen ist (Mack & Livingstone 1933), genügt hier eine kurze Besprechung. Es stellte sich heraus, dass geringe Mengen Aethylen die

Ruheperioden der Pflanzen beträchtlich verkürzen können, und dass die zum Reifen abgepflückten Obstes nötige Zeit in Aethylen bedeutend geringer ist (Chace & Denny 1924; Denny 1924a; Wolfe 1931). Dazu kommt, dass die Atmung stets intensiver ist und vielleicht kann man ganz allgemein auf einen beschleunigten Stoffwechsel schliessen (E. M. Harvey 1915; Denny 1924b; Receimbal, Vacha & R. B. Harvey 1927; Mack 1927; Davis & Church 1931; Mack & Livingstone 1933).

Wie schon erwähnt, kürzt Aethylen die Ruheperioden ab; ganz besonders wird die Entwicklung der Ausläufer bei Kartoffelknollen beschleunigt (Vacha & R. B. Harvey 1927). Aethylen war nicht immer am wirksamsten (Denny 1926); oft zeitigten C_2H_4-Verbindungen bessere Ergebnisse. R. B. Harvey (1925) und Mack (1927) teilen mit, dass Sellerie in Aethylen schneller weiss wird.

Sehr interessant ist weiterhin die ausführliche Arbeit von Rossi (1933). Er fand, dass Behandelung mit Aethylen die zur Fermentation und Trocknung von Tabaksblättern notwendige Zeit um 40 % verkürzt. Er nimmt an, dass sich die Wirkung des Aethylens auf eine Stimulation der enzymatischen Prozesse beschränke. Dabei wird nach seiner Meinung das Zellplasma gereizt. Die Qualität des Tabaks bleibt vollkommen unverändert.

Wir können also aus den bisher bekannten Erscheinungen die Wirkung des Aethylens auf die Pflanzen noch keineswegs analysieren; m.E. besteht jedoch wenigstens ein Anhaltspunkt: vielfach zeigten sich unter Einfluss von Aethylen *Wachstumsänderungen.* Da F. W. Went (1928) den engen Zusammenhang zwischen Wachstum und Wuchsstoffgehalt festgestellt hat, schien es interessant, die Gaseinflüsse von diesem Gesichtspunkt aus zu untersuchen.

Die Geschichte der Entdeckung des Wuchsstoffs kann ich kurz behandeln, da über dies Thema schon viele Über-

sichten erschienen sind (F. W. Went 1928; Kostytschew-Went 1931; Du Buy & Nuernbergk 1932).

Boysen Jensen (1913) und Paal (1919) wiesen das Bestehen eines Stoffes nach, der für die phototropische Krümmung verantwortlich ist. Diese Entdeckung arbeiteten Cholodny (1927), F. W. Went (1928), und Dolk (1930) aus zu ihrer bekannten Wuchsstofftheorie der Tropismen: *In orthotropen Pflanzenteilen besteht ein basipetaler, allseitiger Wuchsstofftransport, der durch Licht oder Schwerkraft (allgemein gesagt einem „Reiz") einseitig abgelenkt wird; mehr Wuchsstoff bewirkt ein stärkeres Wachstum, also ergibt sich ein einseitig erhöhtes Wachstum, das die Krümmung verursacht.*

F. W. Went verdanken wir eine schöne, quantitative Methode zur Bestimmung des Wuchsstoffgehaltes, die seitdem viele eingehende Untersuchungen ermöglichte; Van der Wey (1931) brachte in dieser Methode einige sehr nützliche Verbesserungen an.

Die Untersuchungen von Went wurde in verschiedenen Richtungen ausgearbeitet:

Heyn (1931) konnte bei Avena zeigen, dass unter Einfluss des Wuchsstoffes die Plastizität der Zellmembran (d.h. die Fähigkeit irreversibel gedehnt zu werden) erhöht wird, danach überdehnt der Turgor diese Zellmembranen. — Die elastische Dehnbarkeit (d.h. die Fähigkeit zu reversiblen Längenänderungen) hat jedoch ebenfalls die Hand im Spiele, denn sie erhöht sich während des Wachstums, sinkt dagegen bei Wachstumshemmung, z.B. durch Dekapitation. Heyn und Van Overbeek (1931) zeigten, dass die elastische Dehnbarkeit ebenfalls vom Wuchsstoff beeinflusst wird.

Van der Wey (1932) untersuchte den Wuchsstofftransport in lebenden Koleoptilzellen von Avena. Der Transport verläuft viel schneller als eine reine Diffusion, ausgesprochen polar, nur in basipetaler Richtung. Die

Menge zugeführten Wuchsstoffes beeinflusst die Transportgeschwindigkeit nicht, auch die Temperatur wirkt auf den Wuchsstofftransport nicht anders ein als auf jeden beliebigen anderen Lebensprozess.

Uyldert (1931) arbeitete mit Sprossen von Tradescantia fluminensis. Durch Dekapitation hemmte sie das Wachstum und das geotropische Reaktionsvermögen; nach Wuchsstoffzufuhr traten beide wieder auf. Sie konnte in jungen Internodien Wuchsstofftransport nachweisen. Die Normalstellung eines Sprosses von Tradescantia weicht etwa um 20° von der Vertikalen ab. Vertikal orientierte, auf der dorsalen Seite eingeschnittene Sprosse führen keine epinastische Krümmung mehr aus, wohl aber solche, die auf der ventralen Seite eingeschnitten werden. Bei geotropischer Reizung leitet also nur die dorsale Seite den Wuchsstoff; die geotropische Reizung verursacht eine Polarisation des Wuchsstofftransportes.

Du Buy (1933) bestimmte die Wuchsstoffabgabe bei Avenakoleoptilen während der Entwicklungsperiode; es zeigte sich, dass sie sehr lange konstant blieb. Weiterhin untersuchte er die verschiedenen Wuchsstoffverhältnisse in Bezug auf das Älterwerden: Ich komme darauf noch näher zurück (S. 717).

Van Overbeek (1933) konnte bei Keimpflanzen von Raphanus und Lepidium nur in den Kotyledonen und den jungen Blättern Wuchsstoff nachweisen. Dort liegt bei diesen Arten also ein Wuchsstoffproduktionszentrum, wie bei Avena in der Koleoptilspitze. Entfernt man jedoch die Kotyledonen, so beginnt die Hypokotylspitze, Wuchsstoff zu bilden. In grünen Blättern stellte er Wuchsstoffproduktion unter Einfluss des Lichtes fest. Es besteht hier vielleicht ein Zusammenhang zwischen der Wuchsstoffbildung und der Assimilation.

Dijkman (1934) extrahierte dagegen aus den Hypokotylen etiolierter Keimpflanzen von Lupinus viel Wuchs-

stoff, während die Kotyledonen in diesem Falle keinen wirksamen Wuchsstoff abgaben. Der Wuchsstoff kommt über die ganze Länge des Hypokotyls verbreitet vor, es gibt hier kein fest umschriebenes Zentrum der Wuchsstoffproduktion. Wahrscheinlich bildet jede Zelle ihren eigenen Wuchsstoff. Auf die Menge des gebildeten Wuchsstoffs hat die Richtung der Schwerkraft keinen Einfluss; wohl tritt, wie schon Dolk (1930) bei Avena zeigte, im horizontalen Hypokotyl eine einseitige Verteilung des basipetalen Wuchsstoffstroms auf. Dabei erhält die Unterseite ebensoviel mehr Wuchsstoff, als die Oberseite weniger empfängt. Nach einer Berechnung von Dijkman lässt sich hier die geotropische Krümmung aus dieser einseitigen Verteilung des Wuchsstoffes quantitativ vollkommen erklären, an ihrem Zustandekommen ist keine Geowachstumsreaktion beteiligt. Dies stimmt mit den Befunden von Cholodny (1929, 1930) und Dolk (1930) überein, beide konnten keine Geowachstumsreaktion nachweisen.

Schmitz (1933) untersuchte den Wuchsstoffgehalt der Grasknoten; die Knoten enthalten Wuchsstoff, die Internodien nicht. Auch hier tritt bei geotropischer Reizung eine Polarisation des Wuchsstoffes auf, wobei die Unterseite an meisten empfängt. Bekanntlich wachsen die Grasknoten bei Klinostatieren allseitig aus, und es stellte sich heraus, dass dann auch allseitig mehr Wuchsstoff gebildet wird. Im Gegensatz zum Falle von Dijkman, wird hier also durch die geotropische Reizung Wuchsstoff neu gebildet. Doch müssen wir eher das Verhalten der Grasknoten als die Verhältnisse bei den Keimpflanzen von Lupinus als einen abweichenden Fall auffassen.

Van der Wey (1934) zeigte polaren Wuchsstofftransport bei dem Strauch Elaeagnus, und fand auch Wuchsstoff bei Valonia.

Von den verschiedensten Gesichtspunkten sind also Untersuchungen über die Rolle des Wuchsstoffs im

pflanzlichen Leben in Angriff genommen worden. Es zeigte sich, dass dieser Stoff ganz allgemein verbreitet ist und überall die Zellstreckung fördert. In der letzten Zeit ist aber unumstösslich bewiesen, dass der Wuchsstoff bei Wurzeln das Streckungswachstum hemmt: (Cholodny 1927; Boysen Jensen 1933); vergl. auch Gorter (1932). Diese Erscheinung ist mit unseren heutigen Vorstellungen über den Mechanismus der Wuchsstoffeinwirkung nur schwer zu deuten.

Bonner (1933) griff die Sache von einer anderen Seite an; er mass das Wachstum von Avenakoleoptilen an wuchsstoffreien Koleoptilzylindern von 3 mm Länge. Ob hier das normale Wachstum erfasst wird, bleibt dahingestellt. In einer Wuchsstofflösung verlängern sich diese Zylinder; dies Wachstum variiert mit den Wuchsstoffkonzentrationen (der Wuchsstoff stammt von Rhizopus). Wir finden eine optimale Konzentration; hohe Konzentrationen haben eine schädliche Wirkung. Die Verlängerung der Koleoptilzylinder wird vollständig gehemmt von einer 0,001- normalen KCN-Lösung, ebenso von einer 0.05 % Phenylurethan-Lösung; auch in einer Stickstoffatmosphäre trat kein Wachstum mehr auf. Die gleichen Hemmungen zeigten sich, wenn er die Atmung bei in gleicher Weise behandelten Pflanzenstücken bestimmte. Hinzufügen kleiner Wuchsstoffmengen erhöht die Atmung, grössere Mengen stören sie. Aus seinen Untersuchungen schliesst Bonner, dass eine Steigerung der Atmungsintensität für die Wachstum verursachende Wirkung des Wuchsstoffes wahrscheinlich eine notwendige Voraussetzung ist.

§ 2. *Das Gas. Allgemeine Versuchsdarstellung.*

Aethylen, $\begin{matrix} C-H \\ \| \\ C-H \end{matrix}$ ist ein brennbares, nicht explosionsfähiges, riechendes Gas, das im Wasser schwer löslich ist

(0.25 % bei 0° C). Infolge der doppelten Bindung ist es zu vielen Additionen, z.B. mit Halogenen, Schwefelsäure, Stickoxyden und Metallsalzen im Stande. Von Schwefelsäure wird es gut absorbiert. Eine Übersicht der physikalischen und chemischen Eigenschaften von Aethylen geben Malisoff & Egloff (1919).

Der Leitsatz beim Suchen nach einer zweckmässigen Methodik war folgender: es musste eine Versuchsaufstellung geschaffen werden, in der nur ein Faktor wechselt: Aethylen oder kein Aethylen; sonst sollen alle Versuchsbedingungen vollkommen konstant sein.

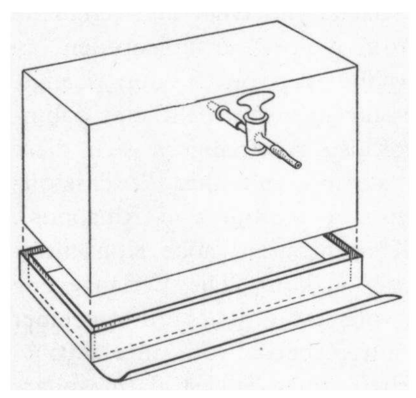


Abb. 1. Der Gaskasten.

Herstellung des Aethylens: 25 Gr. Aethylalkohol 96 %, 150 Gr. konzentrierte Schwefelsäure und 30 Gr. Sand werden im Ölbade auf 230° C erhitzt. Wenn Aethylenentwicklung auftritt, fügt man aus einem Scheidetrichter eine Mischung von Alkohol und Schwefelsäure im Verhältnis 1 : 2 hinzu. Das Gas wird in Waschflaschen mit Lauge und Schwefelsäure von Verunreinigungen befreit und unter Wasser aufgefangen; dann wird es im Gasbehälter gesammelt. (Erlenmeyer & Bunte 1874; Abderhalden's Handb. d. Physiol. Arb. Meth. I, 4. 36).

Der Gaskasten: Die Versuchspflanzen werden in dem in Abb. 1 wiedergegebenen Blechkasten (22.4 × 12.5 × 16 cm) dem Gaseinfluss ausgesetzt. Mit einer Gaspipette (Jordan & Hirsch 1927) wird ein wenig Aethylengas unter Wasser aufgefangen und durch einen gläsernen Hahn in den Kasten gepresst; um einen grösseren Druck ausüben

zu können, wird an der Pipette ein Gummiball befestigt. Immer stand neben dem Versuchskasten ein zweiter ohne Gas zur Kontrolle.

Kontrollversuche zeigten folgendes: innerhalb bestimmter Grenzen der Aethylenkonzentration (0.005—0.0005 %) bleibt der Einfluss unverändert; es ist also nicht nötig immer mit einer genau bestimmten Konzentration zu arbeiten. Das bedeutet eine wichtige Erleichterung der Arbeitsmethode. Bei allen Versuchen lag die benutzte Gasmenge innerhalb dieser Grenzen. Weiter ergab sich, dass bei einem 24-stündigen Aufenthalt im Kontrollkasten *niemals* Beschädigungen infolge von Sauerstoffmangel auftraten; im Gaskasten zeigten sich dagegen innerhalb dieser Zeit deutliche Änderungen; damit ist festgestellt, dass Sorauer's Befunde als unrichtig zu bezeichnen sind; die alten Versuche von Wieler (1883) und Jaccard (1893) finden hier ihre Bestätigung.

Alle Versuche fanden bei einer Temperatur von 22° C statt, die im Dunkelzimmer ausserdem bei einer Feuchtigkeit von 92 %.

ZWEITER ABSCHNITT.

Untersuchungen an Avena sativa

§ 3. *Allgemeines.*

Da die genauesten Wuchsstoffbestimmungen [1]) an Avena sativa (Svalöv's Siegeshafer) ausgeführt werden können, wählte ich diese Pflanze als erstes Versuchsobjekt.

[1]) In dieser Arbeit wird das Wort „Wuchsstoff" gebraucht für das aus Pflanzen extrahierte, nicht behandelte Produkt; das Wort „Auxin" dagegen für den aus Urin angereicherten, chemisch als a-Auxin gut bekannten Stoff (vergl. Kögl, Haagen Smit und Erxleben, 1932).

Die Pflanzen werden in der üblichen Weise in gläsernen Behältern im Wasser gezüchtet (Went 1928), sie standen auch im gleichen Dunkelzimmer.

Nach 3½ Tagen werden die Pflanzen in die Blechkästen gestellt und zur Hälfte mit ein wenig Aethylen versehen; danach stellte ich sie in einen Thermostaten mit der gleichen Temperatur, die im Dunkelzimmer herrschte; das „eklige" Gas durfte ja nicht ins Dunkelzimmer gelangen! Am nächsten Tage fingen dann die Versuche an.

Für Transportversuche (vgl. v. d. Wey 1932) muss man an einem einzigen Tage sehr viel Wuchsstoffanalysen ausführen; untersucht man z.B. den Transport während fünf verschiedener Zeiten, so benötigt man zur Analyse der Agarblöckchen $5 \times 12 = 60$ Avenapflanzen. Bestimmt man den Gehalt des unteren und des oberen Plättchen, so ist eine doppelte Anzahl nötig; und vergleichende Versuche in Gas und in reiner Luft verdoppeln die Zahl der Testpflanzen abermals! Dekapitieren von 20×12 Avenakeimlingen, das Ausziehen der Primärblätter und das Aufsetzen der Agarblöckchen dauert mindestens 100 Minuten. Zwischen dem Aufsetzen des Agar auf die erste und die letzte Pflanze liegt also ein Zeitraum von 100 Minuten, und dies kann einen erheblichen Fehler verursachen. Kögl und Haagen Smit konnten nämlich zeigen, dass das Reaktionsvermögen der Avenakeimpflanzen auf eine bestimmte Menge Auxin stündlich um mehrere zehn Prozente schwankt (Kögl 1933).

Um gut vergleichbare Versuche zu bekommen, ist es also angebracht, die Analysen möglichst gleichzeitig auszuführen. Dies war durch eine geänderte Versuchstechnik zu erreichen. Ich benutzte nicht, wie bisher, eine Reihe von 12 Pflanzen für *eine* Versuchsserie, sondern gebrauchte der Reihe nach alle Serien nach einander, sodass jede Pflanze einer Reihe zu einer anderen Versuchsserie gehört. Der folgende Versuch rechtfertigt dies Verhalten:

TABELLE 1.

Vergleich zweier Serien verschieden vorbehandelter Testpflanzen im Auxin-Testverfahren.

Serie *a*: Die Agarwürfelchen jeder Versuchsreihe wurden nacheinander auf je zwei Kulturgestelle gesetzt.
Serie *b*: Die Pflanzen eines Kulturgestells werden abwechselnd mit einem Agarwürfelchen jeder Versuchsreihe versehen.

a.			*b.*		
1.	8,6° ± 0,5	19 Pfl.	1.	7.0° ± 0,5	20 Pfl.
2.	7,6° ± 0,5	16 Pfl.	2.	8,1° ± 0,4	17 Pfl.
3.	7,2° ± 0,6	17 Pfl.	3.	7,0° ± 0,5	16 Pfl.
4.	5,8° ± 0,7	19 Pfl.	4.	7,6° ± 0,4	20 Pfl.
Grösster Unterschied: 2,8°.			Grösster Unterschied: 1,1°.		

§ 4. *Methodik der Wachstumsbestimmungen.*

Das Wachstum der Keimpflanzen muss sowohl in Aethylen, als in reiner Luft gleichzeitig unter gleichen Bedingungen bestimmt werden. Zu diesem Zweck wird

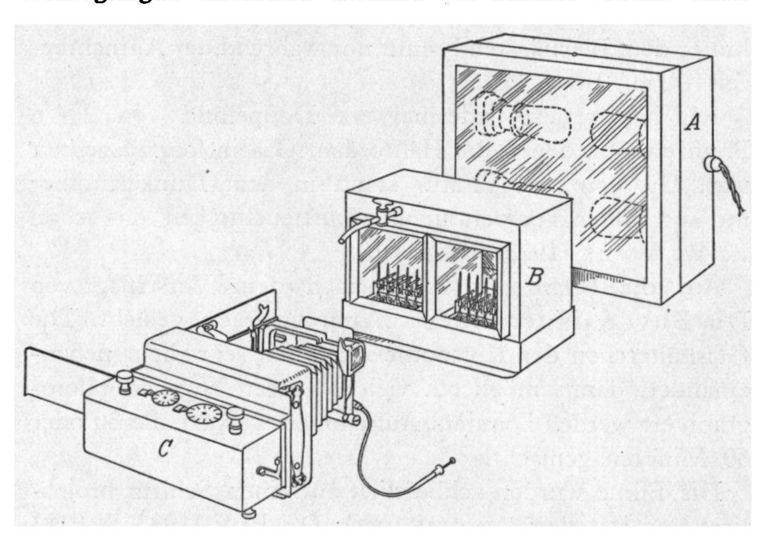


Abb. 2. Beschreibung im Text.

einer der früher beschriebenen Blechkästen mit einer vollkommen luftdichten Scheidewand, und mit Fenstern an der Vorder- und Hinterseite versehen (Abb. 2). So entstehen zwei Fächer, eins davon kann man mit einer kleinen Menge Gas beschicken. In jedem Fach standen 5—7 Avenakeimpflanzen.

Nun wurde kontrolliert, ob der Kasten dicht hielt. Ich setzte zu diesem Zwecke einen zweiten Kasten mit gleich alten Pflanzen daneben. Nach 12 Stunden waren diese Pflanzen genau so lang wie diejenigen, die sich im Fach mit Luft befanden, während die Pflanzen im Fach mit Gas sehr viel kürzer geblieben sind. Diese Wachstumshemmung mass ich nun folgendermassen:

Ein photographischer Apparat von Zeiss (C) wurde an demselben Tisch, auf dem der Blechkasten (B) steht, gut befestigt und auf die Pflanzen in den beiden Fächern eingestellt. Die Kamera enthält eine Kassette, worin sich ein panchromatischer Film befindet, der nach jeder Aufnahme weiter gedreht wurde. Die rote Beleuchtungslampe (A) hinter dem Blechkasten brennt nur während der Aufnahmezeit (Abb. 2).

Ich bekam also jedesmal ein Doppelbild von 2×6 Pflanzen, von denen die Hälfte dem Gaseinfluss ausgesetzt war. Die ganze Apparatur stand in dem Dunkelzimmer mit konstanter Temperatur und Luftfeuchtigkeit, das schon F. W. Went (1928) beschrieb.

Auf die Pflanzen wurden nach dem Vorschlag von Du Buy & Nuernbergk Stanniolmarken geklebt. Die Glashälterchen der Koleoptile setzte ich sehr dicht nebeneinander, damit möglichst viele Pflanzen zugleich photographiert werden konnten. Aufnahmen wurden alle 30 oder 60 Minuten gemacht.

Die Filme wurden schliesslich auf einen Schirm projektiert und mit dem Apparate nach Du Buy (1933 S. 818) ausgemessen.

§ 5. *Methodik der Bestimmung der Wuchsstoffproduktion.*

Entsprechend den Angaben von F. W. Went wurden jedesmal neun Avenaspitzen eine Stunde lang auf ein Agarplättchen gesetzt.

Die Pflanzen wurden auf die bekannte Weise im Dunkelzimmer herangezogen und kamen dann 12—36 Stunden lang in zwei Serien in die Blechkästen; eine Serie erhält eine kleine Menge Aethylen.

TABELLE 2.

Einfluss der Einwirkungsdauer des Gases auf die Wuchsstoffproduktion. Die Analysen wurden an einem Tage ausgeführt.

Verbleib in den Versuchskästen	14^h	18^h	33^h
in Gas..................	4,6°	4,1°	4,0°
in reiner Luft............	6,8°	7,2°	6,4°

Tabelle 2 zeigt uns, dass die Wuchsstoffproduktion in Gas geringer ist, dass dagegen die Dauer des Verbleibs der Pflanzen in Aethylen die Wuchsstoffproduktion nicht beeinflusst. Näheres über die oben genannte Einschränkung findet man in § 9, S. 710.

§ 6. *Methodik der Bestimmung des Wuchsstofftransportes.*

Die Pflanzen für die Transportversuche wurden auf dieselbe Weise herangezogen, wie die für die Produktionsversuche. Die Koleoptilen der Gaspflanzen waren 2½—3 cm, die normalen 4—4½ cm lang. Beide waren gleich alt.

Ich gebrauchte die Methode von Van der Wey (1932) und schnitt mit seinem auf S. 397 beschriebenen Apparat Koleoptilzylinder; bei einiger Übung gelang es, auch ohne seine Transportapparate (S. 401) die Zylinder in guten Kontakt mit den Agarplättchen zu bringen.

§ 7. *Methodik der Bestimmung des Wuchsstoffreaktionsvermögens.*

Auf zweierlei Weise wurde untersucht, wie das Gas das Reaktionsvermögen der Keimpflanzen auf eine bestimmte Menge Auxin beeinflusst; erstens wurde die Grösse der Wuchsstoffkrümmung nach einseitigem Aufsetzen von Auxinagar gemessen, zweitens die Grösse des Wachstums, wenn man auf dekapitierte Avenakoleoptilen allseitig Auxinagar setzt [1]).

1. Normale und Gaspflanzen, auf die übliche Weise gezogen, wurden nach der Went'schen Methode mit Agarblöckchen versehen, die gleich viel Auxin enthielten. Darauf kamen sie wieder in die Kästen und nach 110 Minuten wurde ein Schattenbild der inzwischen entstandenen Krümmung aufgenommen; dies wird nachher ausgemessen (Went 1928 S. 26).

2. Ungefähr 3 cm lange Koleoptilen wurden dekapitiert, das Primärblatt wurde ganz herausgezogen und allseitig Auxinagar aufgesetzt. Die Pflanzen kamen darauf in denselben Kasten mit der Scheidewand, der schon oben beschrieben wurde. Auch das Wachstum wurde in der gleichen Weise gemessen (Abb. 2.; S. 705).

§ 8. *Wachstumsbestimmung* (siehe Abb. 3.).

An unverletzten Pflanzen tritt nach einem Aufenthalt von ungefähr einer Stunde in Aethylen eine 70-prozentige Wachstumshemmung auf. Niemals stand das Wachstum jedoch vollkommen still. Gleichzeitig ist beachtenswert, dass die Gaspflanzen bedeutend dicker sind als normale Pflanzen. Auf Schnitten sehen wir, dass die Zellen viel kürzer und breiter und die Wände dicker sind, als bei

[1]) Für die Überlassung des zu meinen Versuchen benötigten a-Auxin möchte ich den Herrn Prof. Dr. F. Kögl und Dr. A. J. Haagen Smit meinen herzlichen Dank aussprechen.

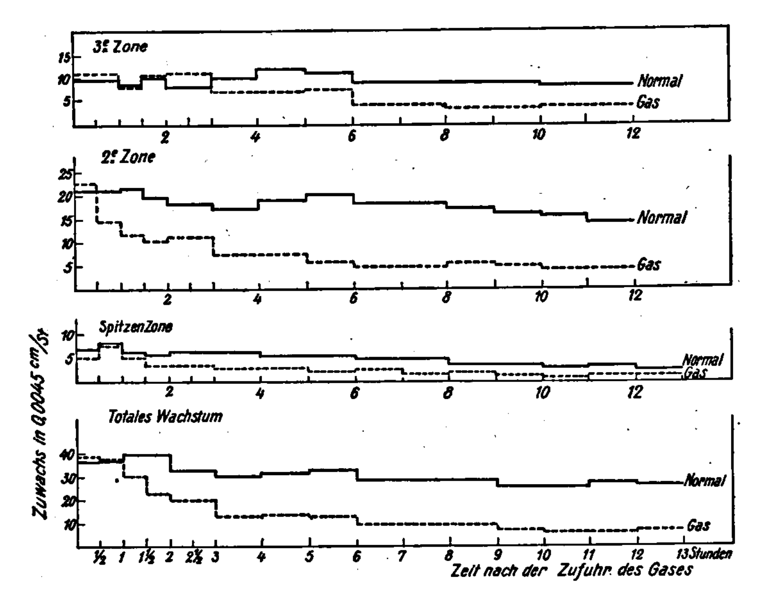


Abb. 3. Totales Wachstum und Wachstum der Zonen bei Avena. Mittelwerte aus 5 Versuchen vom 20.6., 7.7., 11.7., 12.7. u. 13.7.1933.

gewöhnlichen Koleoptilen. Die mikroskopische Messung der Koleoptilzellen von normalen und von Gaspflanzen ergab:

TABELLE 3.

	Gaspflanzen:	*Normale Pflanzen:*
Länge	66,8 μ	112,0 μ
Breite	19,5 μ	16,0 μ

Sämtliche Zahlen sind Mittelwerte von je fünfzig Messungen.

Wachstum der Zonen: Der Zeitpunkt des Anfangs der Wachstumshemmung ist nicht für alle Zonen derselbe. In der am kräftigsten wachsenden Zone, der mittleren (7—15 mm von der Spitze), ist die Hemmung absolut am grössten; es besteht also besonders zwischen dem Streckungs-

wachstum und dem Gaseinfluss eine Beziehung. Es ist zu erwarten, dass Aethylengas die Einwirkung des Wuchsstoffes, ohne den ja die Zellstreckung nicht möglich ist, schwächt.

Viele Möglichkeiten sind nun gegeben:

1. Aethylen beeinflusst die Wuchsstoffproduktion in der Spitze.
2. Aethylen beeinflusst den Wuchsstofftransport von der Spitze zur Basis.
3. Aethylen beeinflusst das Vermögen der Koleoptilzellen auf Wuchsstoff zu reagieren.
4. Eine Kombination der obengenannten Faktoren.

Nacheinander wollen wir alle diese Möglichkeiten untersuchen.

§ 9. *Bestimmung der Wuchsstoffproduktion.*

TABELLE 4.

Wuchsstoffproduktion bei Avena in Gas und reiner Luft.

Datum	Wuchsstoffproduktion in		Verbleib in Gas in Stunden.
	Gas	reiner Luft	
18.11.32	4,9°	7,0°	± 20
21.11.	5,1°	6,7°	21½
25.11.	4,4°	8,3°	33
26.11.	5,1°	6,5°	12
28.11.	5,8°	8,9°	13
2.12.	4,6°	6,8°	14
3.12.	4,1°	7,2°	18
3.12.	4,0°	6,4°	35
7. 1.33	7,5°	9,2°	31½
15. 1.	1,3°	4,9°	15
20. 1.	2,9°	4,1°	35
20. 1.	3,5°	5,5°	35
20. 1.	3,8°	5,8°	35
Total	57,0 = 65 %	87,3 = 100 %	

Aus Tabelle 4 ergibt sich, dass Aethylen die Wuchsstoffproduktion deutlich beeinflusst: diese wird um ein Drittel vermindert. Diesen Änderungen ähneln die Erscheinungen, die sich ergeben, wenn man die Spitze der Koleoptile verletzt oder abschneidet. Auch dann wird das Streckungswachstum infolge Wuchsstoffmangels eingestellt, die Zellen werden dicker und bleiben kurz.

Das Aethylen schädigt bei Avena also das Wuchsstoffproduktionszentrum in der Spitze.

Die im vorhergehenden Paragraphen genannte erste Möglichkeit hat sich bestätigt; aber prozentual nimmt das Wachstum viel stärker ab als die Abgabe wirksamen Wuchsstoffes aus der Spitze der Koleoptile an das Agarplättchen. Es scheint mir jedoch noch nicht sichergestellt, ob die Abgabe von wirksamem Wuchsstoff und die Verringerung des Streckungswachstums prozentual vergleichbar sind; wohl sind Wuchsstoffmenge und Wuchsstoffkrümmung innerhalb gewisser Grenzen einander proportional (F. W. Went 1928; Dijkman 1934). Wir wissen jedoch noch gar nicht:

1. Wieviel Wuchsstoff zu einem bestimmten Wachstum nötig ist;
2. Ob aller Wuchsstoff, den wir aus den Pflanzen gewinnen, für das Wachstum gebraucht wird, und umgekehrt:
3. Ob wir mit unserer heutigen Methodik überhaupt allen wirksamen Wuchsstoff aus den Pflanzen gewinnen.

In der letzten Zeit (Dijkman 1934; v. Overbeek 1933) bemüht man sich durch quantitative Schlüsse, die sich auch auf Wuchsstoffbestimmungen stützen, die theoretischen Einsichten zu vertiefen; so lange aber die obengenannten Fragen offen bleiben, müssen wir diese Erörterungen mit den grössten Vorsicht aufnehmen; m.E. eilen sie den Experimenten voraus.

§ 10. *Bestimmung des Wuchsstofftransportes.*

Auf zweierlei Weise wurde der Transport bestimmt:

A. Kurze Zylinder (2 mm), hohe Ausgangskonzentration (100°), kurze Transportzeit (15—40 Min.);

B. Lange Zylinder (6 mm), niedrige Ausgangskonzentration (20—30°), lange Transportzeit (1—4 Stunden).

Wenn man den Transport auf die letztgenannte Weise bestimmt, kann man gleichzeitig den Verbrauch des Wuchsstoffes ermitteln. Dabei ist natürlich vorausgesetzt, dass man sowohl die Ausgangskonzentration als, am Ende des Versuches, die Wuchsstoffkonzentrationen im oberen *und* unteren Plättchen beide bestimmt (Van der Wey 1932 S. 438). Bei diesen Versuchen findet der Transport immer in Gas statt, während die Versuche mit kurzen Transportzeiten in der Zeit der Nachwirkung des Gaseinflusses erfolgten. Ich setzte dann die Zylinder nach dem Schneiden einige Stunden lang in Gas, danach wurden sie zu Transportversuchen verwendet.

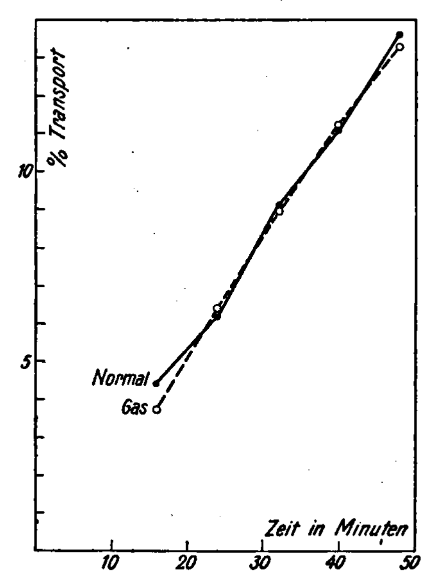


Abb. 4. Geschwindigkeit des Wuchsstofftransportes von Avena bei kurzer Transportzeit. 14.2. 1933. Ausgangskonzentration 100°; Länge der Zylinder 2 mm. Weitere Versuche findet man in Tabelle 5.

Ergebnisse: A. aus 8 Versuchen mit vielen verschiedenen Transportzeiten zeigte sich, dass der Transport bei normalen und in Gas gezogenen Pflanzen *vollkommen gleich* war (Abb. 4).

TABELLE 5.

Wuchsstofftransport bei Avena in Gas und reiner Luft.
Ausgangskonzentration 100°, Länge der Zylinder 2 mm.

Datum 1933		Transportzeit					Grenz-winkel.
		16 Min.	24 Min.	32 Min.	40 Min.	48 Min.	
		%	%	%	%	%	
7.2.	Gas	3,1	5,1	7,7	8,7	—	20,9°
	Normal	4,2	6,0	8,0	9,3	—	
8.2.	Gas	3,3	6,0	8,8	12,2	20,8	26,8°
	Normal	2,3	7,5	9,5	12,5	23,4	
13.2.	Gas	2,4	5,1	5,4	8,0	—	22,6°
	Normal	4,4	5,2	7,25	9,4	—	
14.2.	Gas	3,7	6,4	9,0	11,2	13,3	23,4°
Abb. 4	Normal	4,4	6,2	9,1	11,1	13,6	
15.2.	Gas	2,3	3,6	6,5	8,0	—	22,1°
	Normal	3,8	5,1	7,8	7,5	—	
17.2.	Gas	6,0	7,1	8,1	10,2	—	21,5°
	Normal	2,4	5,2	7,75	10,1	—	
20.2.	Gas	3,3	7,1	8,8	10,0	13,4	15,7°
	Normal	2,9	6,1	8,9	9,9	14,5	
21.2.	Gas	6,6	10,0	12,7	15,1	18,1	21,2°
	Normal	5,6	7,9	12,4	15,6	19,9	

B. auch bei diesen 7 Versuchen konnte ich keinen Unterschied entdecken, weder im Wuchsstoffverbrauch, noch im langwährenden Transport (Abb. 5).

Damit ist unumstösslich bewiesen, dass Aethylen bei Avena auf Wuchsstofftransport und -verbrauch keinen Einfluss hat.

Die zweite Möglichkeit ist also nicht verwirklicht.

Der Wuchsstofftransport ist auch unabhängig von der Menge zugeführten Wuchsstoffs (v. d. Wey 1932), von der Wirkung der Längskomponente der Schwerkraft (Pfaeltzer 1934), ausserdem ist der Temperatureinfluss derselbe wie bei anderen Lebensprozessen (v. d. Wey 1932).

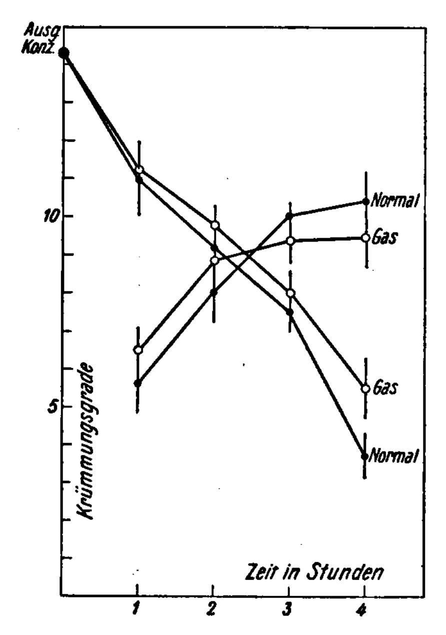


Abb. 5. Geschwindigkeit des Wuchsstofftransportes und Wuchsstoffverbrauch bei Avena bei langer Transportzeit. Versuch vom 3.3. 1933. Länge der Zylinder 6 mm. Weitere Versuche findet man in Tabelle 6.

Der Wuchsstofftransport ist also gegen äussere Faktoren sehr resistent, auch wenn diese das Wachstum beeinflussen. Anscheinlich ist es einer der Faktoren, die die Lebenserscheinungen der Pflanzen in erster Linie bedingen. Will man die Stellung bestimmen, die der Wuchsstoffmechanismus in der Reihe pflanzlicher Lebensprozesse einnimmt, so ist m.E. vorallem eine nähere Untersuchung über den Zusammenhang zwischen Wuchsstofftransport und Stoffwechselprozessen, zumal der Atmung, notwendig.

§ 11. *Bestimmung des Wuchsstoffreaktionsvermögens.*

Die Versuche über das Reaktionsvermögen sind nicht leicht, da es stark wechselt, infolgedessen sind eindeutige Versuchen schwer zu erhalten (vgl. Kögl 1933; Pfaeltzer 1934).

1. Methode (s. S. 708). Es war nicht möglich, auf diese Weise ein einheitliches Bild zu gewinnen. Häufig reagierten die vergasten Pflanzen stärker, zuweilen aber schwächer als die normalen, oder es zeigte sich kein Unterschied. Während dieser Versuche bekam ich den Eindruck, dass die Zeit der Gaseinwirkung die Reaktion beherrscht.

TABELLE 6.

Transport und Verbrauch des Wuchsstoffes bei Avena. Ausg. konz. 20—30°. Zyl. 6 mm.

Datum 1933		Transportwerte in Graden												Ausg. Konz.	Maxim. Verbrauch	Grenzwinkel
		Nach 1 St.		1½ St.		2 St.		2½ St.		3 St.		4 St.				
		unten	oben	unten	oben	unten	oben	unten	oben	unten	oben	unten	oben			
23.2	Gas	6,0	14,1	7,0	13,6	9,7	11,1	10,4	10,4	—	—	—	—	25,2°	4,9°	15,7°
	Norm.	5,75	14,3	6,9	13,6	8,7	12,1	10,6	9,8	—	—	—	—		4,5°	
28.2	Gas	—	—	7,25	9,0	—	—	7,2	6,0	—	—	—	—	19,5°	6,3°	—
	Norm.	—	—	7,3	9,2	—	—	8,5	5,8	—	—	—	—		5,2°	
1.3	Gas	5,3	11,7	—	—	7,3	6,25	—	—	9,25	4,8	—	—	24,7°	11,2°	—
	Norm.	8,4	9,2	—	—	7,4	8,4	—	—	11,25	5,0	—	—		8,5°	
3.3	Gas	6,5	11,25	—	—	8,9	9,8	—	—	9,4	8,0	9,5	5,5	20,2°	5,2°	18,8°
Abb. 5	Norm.	5,6	11,0	—	—	8,0	9,2	—	—	10,0	7,5	10,4	3,7		6,1°	
5.3	Gas	6,9	9,8	—	—	10,5	8,2	—	—	12,6	5,6	12,0	3,1	20,0°	4,9°	20,7°
	Norm.	6,7	9,0	—	—	9,7	8,0	—	—	10,4	3,6	11,4	2,0		6,7°	
14.3	Gas	—	—	3,3	8,2	7,0	6,8	9,0	4,7	—	—	—	—	20,2°	6,3°	20,3°
	Norm.	—	—	3,7	8,4	6,8	6,7	9,0	5,0	—	—	—	—		6,0°	
22.2	Gas	—	—	—	—	10,7	17,4	—	—	15,6	7,1	—	—	29,1°	6,4°	22,7°
	Norm.	—	—	—	—	11,8	16,0	—	—	16,8	8,8	—	—		3,5°	

2. Methode. Mit dieser Versuchsaufstellung konnte ich den Gaseinfluss während des Eintretens der Reaktion beobachten. Dabei stellte sich deutlich heraus, wie sich die Sache verhält: anfänglich trat ein verstärktes Wachstum auf, darauf war die Reaktion nahezu gleich, und am Ende blieb die Reaktion der Gaspflanzen hinter der normaler Pflanzen zurück (Abb. 6).

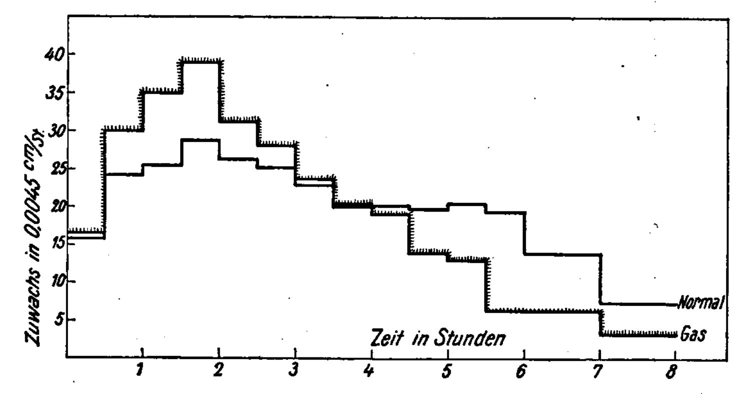


Abb. 6. Reaktionsvermögen für Wuchsstoff bei Avena. Mittelwerte aus 5 Versuchen vom 24.7., 25.7., 27.7., 28.7. und 31.7. 1933.

Wie ist dies erhöhte Wachstum zu erklären? Die Zellen bekamen infolge der Gaseinwirkung andauernd zu wenig wirksamen Wuchsstoff, dagegen ging die Anfuhr von Baustoffen weiter. Führt man nun Koleoptilen, die sich in diesem Zustande befinden, viel Auxin zu, dann löst das Auxin das Streckungswachstum in beschleunigtem Tempo aus.

Deutlich zeigt sich hier die Rolle des Wuchsstoffes als auslösender Faktor bei der Zellstreckung.

Übersicht über die Versuche mit Avena: Das Aethylen hat eine deutliche, hemmende Wirkung auf das Wachstum der Avenakoleoptile. Die Streckungszone wird am stärksten gehemmt. Die Wuchsstoffproduktion beträgt

bei vergasten Pflanzen nur 66 % der Menge normaler Pflanzen. Das Wuchsstoffproduktionszentrum in der Spitze wird durch Aethylen geschädigt.

Der Transport des Wuchsstoffes, sowie der Verbrauch bleiben vollkommen unbeeinflusst.

Das Reaktionsvermögen auf eine bestimmte Menge Wuchsstoff wird vorübergehend gefördert; da aber dieser Faktor stets auch anderen Bedingungen unterworfen ist (Kögl 1933; Pfaeltzer 1934), möchte ich hierauf nicht tiefer eingehen.

Du Buy (1933) findet beim Altern von Avenakoleoptilen folgendes: die Wuchsstoffabgabe bleibt gleich, der Transport nimmt ab, der Verbrauch des Wuchsstoffes wird grösser, das Reaktionsvermögen nimmt ab. Diese Erscheinungen sind also gerade das Gegenteil der von mir beobachteten.

DRITTER ABSCHNITT.

§ 12. *Untersuchungen an verschiedenen dikotylen Keimpflanzen.*

Im Dunkeln bei 20° C wurden in Sägemehl gepflanzt: Samen von Phaseolus vulgaris, Vicia Faba var. minor; Pisum sativum; Lepidium sativum; Lupinus angustifolius; Raphanus sativus.

Nach zwei Tagen brachte ich die Pflanzen in ähnliche Blechkästen, wie sie in den Avenaversuchen verwendet wurden, nur war ihre Oberfläche grösser. Wieder kam die eine Hälfte der Pflanzen in Kästen mit, die andere Hälfte in Kästen ohne Gas. Die Kästen wurden täglich gelüftet und neues Gas gegeben.

Überall stellte sich ein erheblicher Gaseinfluss heraus; doch traten Unterschiede auf. Die Erscheinungen lassen sich in einige Kategorien einteilen:

1. die horizontale Nutation: ein flacher, leicht aufwärts strebender, gerader Wuchs, geringeres Längenwachstum, verstärktes Dickenwachstum. Wir finden hier also die „triple response" in Sinne von Knight und Crocker: Epikotyle von Vicia Faba minor und Pisum sativum.
2. das Hypokotyl bildet eine starke Verdickung und wird geringelt wie ein Schweineschwänzchen; bisweilen wächst der Spross wieder in den Boden. Es sind kurze abnormal entwickelte Pflänzchen: Hypokotyle von Phaseolus vulgaris und Raphanus sativus.
3. das Hypokotyl verdickt sich ebenfalls, der Spross wächst jedoch normal gerade nach oben und ist nur dicker und kürzer: Hypokotyle von Lupinus angustifolius und Lepidium sativum. Avena sativa verhält sich ebenso.

Alle Kontrollpflanzen, die gleichfalls in Blechkästen untergebracht waren, zeigten den bekannten, übertrieben langen, senkrechten Wuchs etiolierter Keimpflanzen.

Immer wird also das Streckungswachstum beeinträchtigt und das Dickenwachstum gefördert.

VIERTER ABSCHNITT.

Untersuchungen an Vicia Faba.

§ 13. *Allgemeines.*

Nach den Bestimmungen von Dijkman an Hypokotylen von Lupinus, prüfte ich die Wuchsstoffverhältnisse an Epikotylen von *Vicia*. Ich arbeitete immer mit etiolierten Pflanzen, deren anatomische Einzelheiten im Vergleich zu normalen Pflanzen von Priestley (1926) ausführlich beschrieben wurden.

In den letzten Jahren hat Snow (1925—'33) an diesen Sprossen den Einfluss der Spitze auf das Ausschlagen der Seitenknospen eingehend untersucht. Er beobachtete den

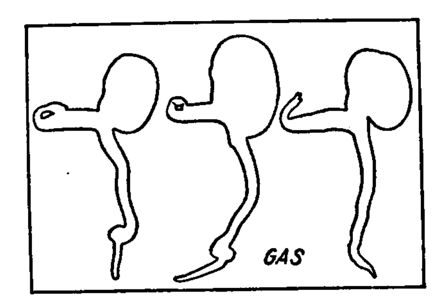
Einfluss eines Stoffes, sehr vermutlich Wuchsstoff, der bei intakten Sprossen das Ausschlagen der Knospen hemmt; wurde durch Dekapitation die Wuchsstoffzufuhr gestört, so schlagen die Knospen schnell aus. Wuchsstoff hätte hier also eine hemmende Wirkung.

Thimann & Skoog (1934) bestimmen mit der Wentschen Methode den Wuchsstoffgehalt der Keimlinge von Vicia Faba. Zumal in der Endknospe ist eine grosse Menge Wuchsstoff vorhanden. Die ruhenden Seitenknospen enthalten fast keinen, ausschlagende dagegen wohl Wuchsstoff. Es ist Thimann & Skoog gelungen, das Ausschlagen der Seitenknospen dadurch zu verhindern, dass sie dekapitierten Pflanzen künstliches (aus Rhizopus gewonnenes) Auxin zuführten. Hier hemmt der Wuchsstoff also das Wachstum, doch besteht vorläufig noch die Möglichkeit, dass ein Hemmungsstoff eine Rolle spielt.

Wir wissen heute, dank der Untersuchungen von Cholodny (1927) und Boysen Jensen (1933), dass auch bei Wurzeln der Wuchsstoff das Wachstum hemmt (vergl. auch Gorter (1932). Der Wuchsstoff ist also ein Stoff, der auf die Zellstreckung einen starken regulatorischen Einfluss, sowohl im positiven als im negativen Sinne, hat. Der oben besprochenen Arbeit von Heyn, die ausschliesslich *Avena* betrifft, dürfen wir noch keine allgemeine Gültigkeit zusprechen. Es bleibt ja doch die Frage offen, wie sich der Wuchsstoff auf die Plastizität der Wurzelmembranen auswirkt. Eine nähere Untersuchung wäre hier sehr erwünscht! [1])

Ich möchte mich in dieser Arbeit aber auf den Einfluss von Aethylen beschränken. Zu meinen Versuchen wählte ich die Epikotyle von Vicia Faba var. minor (Mansholt's Wierboonen). Im Gas erheben sich die Sprosse merkwürdigerweise überhaupt nicht über die Oberfläche, sondern bohren sich durch das Sägemehl und bleiben horizontal

[1]) Siehe aber Heyn (1934).



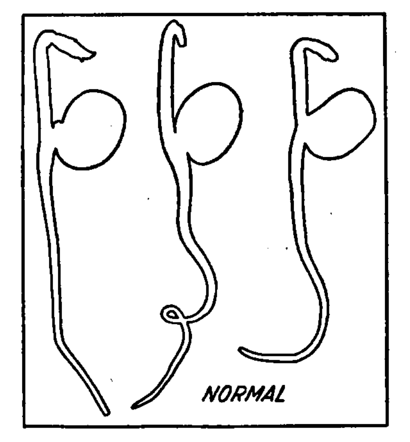


Abb. 7. Die horizontale Nutation bei Vicia Faba.

(Abb. 7). Ich habe versucht diese Erscheinung zu analysieren.

Die Samen wurden vorher ungefähr 36 Stunden lang in Wasser eingeweicht und darauf in feuchtes Sägemehl in Tongefässen gepflanzt. Sieben Tage alte Pflanzen waren für die Versuche am besten geeignet. Sie sind im Dunkelzimmer unter konstanten Bedingungen aufgezogen worden, aber schon nach zwei Tagen kamen die Gefässe in zwei grosse Kästen, der eine davon wurde immer mit etwas Aethylengas versehen. Wie schon oben gesagt, standen die Kästen nicht im Zimmer mit konstanter Temperatur, sondern in einem Thermostaten.

§ 14. *Methodik der Wachstumsbestimmungen.*

Einen Tag vor Anfang des Versuches werden etiolierte, normale Keimpflanzen in einer Reihe in Zinkgefässe mit Sägemehl gepflanzt und mit Stanniolmarken versehen. Zwei Zinkkästen waren an Vorder- und Hinterseite mit einem gläsernen Fenster versehen; in jeden dieser Kästen kamen vier Pflanzen. Dann befestigte ich die Kästen gut auf dem Tisch des gleichen Kathetometers, das schon Van Overbeek benutzte (1933; Abb. 3 u. 4, S. 555—556).

Die Methodik der Ablesungen findet man dort angegeben.

In den einen Kasten kam ein weinig Aethylen, so konnte das Wachstum in Gas und in reiner Luft wieder gleichzeitig bestimmt werden.

§ 15. *Methodik der Bestimmung der Wuchsstoffproduktion.*

Untersucht wird nun, ob die Epikotyle Wuchsstoff enthalten. Dazu schnitt ich 7 mm lange Stücke aus den Epikotylen, setzte sie einige Minuten lang auf nasses Filtrierpapier und dann mit ihrer basalen Seite nach unten auf ein Agarblöckchen (2×2×0,9 mm). Jede Versuchsnummer enthält mit Rücksicht auf die Variabilität des Materials immer mindestens 18 Pflanzen.

Nach Entfernung der Epikotylstücke werden die Agarblöckchen mit einem Tröpfchen Wasser einseitig auf dekapitierte Avenakoleoptilen aufgesetzt. Die Krümmung der Koleoptilen gab den Wert des Wuchsstoffgehaltes der Epikotylstücke an.

§ 16. *Methodik der Bestimmung der Wuchsstoffverteilung.*

Wie in dem vorhergehenden Versuche werden aus 7 Tage alten, etiolierten Pflanzen 7 mm lange Epikotylzylinder geschnitten. Nach dem Beispiel von Dijkman (1934, S. 407) setzte ich sie auf horizontal gestellte Rasiermesser.

Da sich aus den Versuchen über die Produktion des Wuchsstoffes (§ 18) ergeben hatte, das die Epikotyle sehr viel Wuchsstoff enthalten, war es im Gegensatz zum Verfahren von Dijkman nicht nötig, künstliches Auxin auf dem freien Ende der Zylinder anzubringen. Ausserdem konnte ich bereits nach einer Viertelstunde den Wuchsstoffgehalt der Agarblöckchen bestimmen, und so untersuchen, ob schon eine einseitige Verteilung im Sinne von Dolk aufgetreten war. Nach dieser ersten Viertelstunde

wurden die Agarblöckchen schnell bis zur Ausführung der Wuchsstoffbestimmung in eine feuchte Kammer gelegt und die Epikotylzylinder mit neuen, reinen Agarblöckchen versehen. Auch diese standen eine Viertelstunde lang auf den Epikotylstücken, um danach wieder durch neue ersetzt zu werden. Dieses Verfahren wurde einige Male wiederholt, sodass ich eine Übersicht bekam über die Zeit, in der die ungleiche Verteilung eintrat. Es war möglich auf diese Weise die geotropische Präsentationszeit zu bestimmen.

Gleichzeitig wird die Präsentationszeit auf die übliche Weise bestimmt, d.h. die Zeit, in der eine, mit blossem Auge sichtbare Krümmung auftritt. Zu diesem Zwecke pflanzte ich 9 Keimpflanzen in eine Reihe und stellte sie vor einem mit Millimeterpapier bespannten Schirm horizontal. Ihr Stand wird jede Viertelstunde abgelesen.

§ 17. *Bestimmung des Wachstums* (Abb. 8).

Das Wachstum konnte nur alle 30 Minuten bestimmt werden; die Hemmung tritt aber sicher erst in der zweiten halben Stunde der Gaseinwirkung auf; das Wachstum der

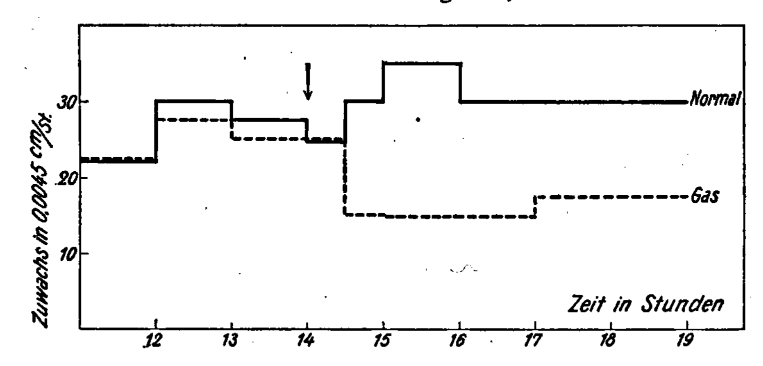


Abb. 8. Totales Wachstum bei Vicia. Der Pfeil zeigt an, dass um 14^h Gas zugeführt wurde.

Gaspflanzen bleibt nachher mehrere Stunden lang gleichmässig niedrig, verschwindet aber nicht völlig. Die Ähnlich-

keit mit den Kurven, die sich bei Avena ergaben, ist augenfällig (Abb. 3; S. 709).

Eine Messung des Wachstums der Zonen zeigte nichts Besonderes. Die Hemmung des Wachstums trat überall gleichzeitig und im gleichen Masse auf.

Nach Dekapitation wachsen die Epikotyle weniger stark, aber es dauert sehr lange, bis das Wachstum ganz aufhört. Dies lange währende Wachstum ist vielleicht aus dem grossen Wuchsstoffvorrat des Epikotyls zu erklären.

§ 18. *Bestimmung der Wuchsstoffproduktion.*

Schon Thimann & Skoog (1934) zeigten, dass die Epikotyle von Vicia Faba ausserordentlich viel Wuchsstoff enthalten. Aus welcher Zone (Abb. 9) ich bei 7 Tage alten Pflanzen die Zylinder schnitt, war gleichgültig, immer bekam ich schon nach einer Viertelstunde eine messbare Menge Wuchsstoff:

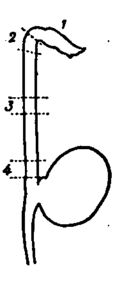


Abb. 9.

TABELLE 7; 29.9.33.

Extraktionszeit:		¼ Stunde	Anz. Pfl.	½ Stunde	Anz. Pfl.
Zone	1	6,2 ± 0,8	14	13,7 ± 0,9	15
	2	6,8 ± 0,7	18	14,3 ± 1,3	14
Siehe Abb. 9	3	6,0 ± 0,9	16	11,5 ± 1,2	14
	4	6,0 ± 1,0	11	12,6 ± 0,9	15

2 bis 3 Wochen alte Pflanzen zeigen jedoch in den basalen Regionen eine Abnahme des Wuchsstoffgehaltes:

TABELLE 8; 10.10.33.

	Pfl. 6 Tage.	Anz.	Pfl. 10 Tage.	Anz.
Spitzenzone	14,4 ± 1,3	14	16,5 ± 1,0	13
Mittlere Zone	14,7 ± 1,1	16	10,3 ± 0,8	15
Basale Zone	13,9 ± 1,1	17	5,8 ± 1,3	11
Extr. Zeit ½ Stunde.				

Stellt man die Zylinder invers, so wird die Wuchsstoffabgabe stark verringert:

TABELLE 9.
6.10.33.

Invers	. 4,8 ± 0,6	18 Pfl.
Normal	20,7 ± 1,5	15 Pfl. (Grenzwinkel)

Extr. Zeit 1 Stunde.

Auch bei Vicia Faba tritt anscheinend nur basipetaler Transport auf.

Das Vorkommen und die Verbreitung des Wuchsstoffes bei Vicia Faba ist vollkommen mit den Befunden von Dijkman am Hypokotyl von Lupinus albus (1933, S. 112) zu vergleichen. Auch hier ist kein festumschriebenes Wuchsstoffproduktionszentrum vorhanden. Vicia liefert aber 2—3 mal mehr wirksamen Wuchsstoff als Lupinus.

Der Einfluss der Jahreszeiten ist auch im Dunkelzimmer bedeutend: die Wuchsstoffproduktion erreicht im Winter nur die Hälfte der Sommerproduktion:

TABELLE 10.
Unterschiede in der Wuchsstoffproduktion bei Sommer- und Winterpflanzen.

Datum	Extraktions-zeit	Wuchsstoff-gehalt	Anzahl der Test-Pflanzen
26. 9.33	½^h	15,2° ± 0,5	19 Pfl.
12.12.33	½^h	7,5° ± 0,8	12 Pfl.

Wie steht es nun mit der Wuchsstoffproduktion in Aethylen? Die Abgabe wirksamen Wuchsstoffes wird durch 0.0005 % Aethylen sehr stark eingeschränkt. Nur ein kleiner Rest bleibt übrig. (Tabelle 11).

Wenn man nun nachher die Gaspflanzen in reine Luft setzt, tritt eine teilweise Regeneration auf: 8.12.33: Gaspflanzen, 24 Stunden lang wieder in frischen Luft: Extr. Zeit 1 Stunde: 4.1° ± 0.9; 18 Pfl.

TABELLE 11.
Wuchsstoffproduktion in Gas und reiner Luft bei Vicia Faba.

Datum 1933	Produktion in Gas	Anz. Pfl.	Normal	Anz. Pfl.	Extraktionszeit in Stunden
23.10	1,4 ± 0,2	35	12,5 ± 0,6	18	1
7.11	2,9 ± 0,3	36	22,7° (Grenzw.)	32	5
8.11	6,5 ± 0,6	48	19,6° (Grenzw.)	45	4
14.11	9,8 ± 0,9	31	25,4 °(Grenzw.)	28	4
15.11	7,2 ± 0,8	48	20,7° (Grenzw.)	42	4
24.11	6,4 ± 0,9	16	21,2° (Grenzw.)	15	4

Noch deutlicher ist der folgende Versuch:

TABELLE 12; 12—15.12.33. Extr. Zeit 1 St.

Normale Pfl.	15,0 ± 1,6	12 Pfl.
Nach 24 St. im Gas............	4,0 ± 0,8	17 „
„ 48 „ „ „	4,6 ± 1,0	17 „
Gaspfl.	4,0 ± 0,4	12 Pfl.
Nach 24 St. im reiner Luft......	10,0 ± 0,9	12 „
„ 48 „ „ „ „	13,6 ± 1,1	14 „

Der Standard (Kögl 1933) des Reaktionsvermögens der Avenakoleoptilen wird täglich bestimmt: die im obigen Versuch an verschiedenen Tagen auftretenden Krümmungen sind darauf umgerechnet.

Wann tritt in Gas diese ungeheuere Produktionshemmung auf? Eine grosse Zahl von Keimpflanzen wird gleichzeitig aufgezogen: ein Viertel wird nach 5 Tagen auf ihren Wuchsstoffgehalt untersucht; die anderen Viertel kamen beziehungsweise 3, 5, 9 Stunden in Gas. Alle Analysen werden gleichzeitig ausgeführt.

TABELLE 13; 18.12.33.

1.	Extr. Z. 1 St.	7,6 ± 0,8	15 Pfl.	
2.	„ „ 1 „	2,0 ± 0,4	17 „	(3 St. im Gas)
3.	„ „ 1 „	2,0 ± 0,5	15 „	(6 „ „ „)
4.	„ „ 1 „	2,2 ± 0,4	18 „	(9 „ „ „)

Nach 3 Stunden ist also die Hemmung bereits vollkommen; sie bleibt in den folgenden Stunden gleich! Der nächste

Versuch zeigt, dass sogar schon *nach einer Stunde die maximale Hemmung erreicht ist!*

TABELLE 14.
20.12.33.

1.	Extr. Z.	1 St.	6,7 ± 0,8	11 Pfl.	
2.	„ „	1 „	1,8 ± 0,6	12 „	(1 St. im Gas)
3.	„ „	1 „	1,2 ± 0,4	12 „	(2 „ „ „)
4.	„ „	1 „	1,8 ± 0,6	13 „	(3 „ „ „)

Es gelang mir nicht, den Zeitpunkt, an dem die Hemmung eintritt, noch genauer festzulegen. Diese Ergebnisse sind aber mit den Wachstumskurven vollkommen zu vergleichen: Wachstum und Wuchsstoffgehalt gehen auch hier Hand in Hand. Alle diese Folgerungen sind jedoch nur qualitativ, denn die Hemmung des Wachstums durch Gas ist verhältnismässig viel geringer als die Verminderung (fast eine Vernichtung) des Wuchsstoffgehaltes.

§ 19. *Bestimmung des Transportes und der Verteilung des Wuchsstoffes.*

Schon Dijkman (1934, S. 420) beschrieb einige Versuche über die Beziehung zwischen der Einwirkungszeit der Schwerkraft und der Wuchsstoffverteilung. Er bestimmte nach ½, 1, 2 und 3 Stunden die Differenzen zwischen den Wuchsstoffmengen aus den oberen und unteren Hälften von horizontal gelegten Hypokotylzylindern von Lupinus albus. Es stellte sich heraus, dass die Differenz in der ersten halben Stunde noch innerhalb der Fehlergrenze liegt, aber nach einer Stunde tritt die einseitige Verteilung deutlich hervor. Die Werte von Dijkman liegen jedoch nicht sehr regelmässig und sind mit sehr verschiedenen Anzahlen von Pflanzen erreicht, sie bedürfen daher einer näheren Bestätigung. Dank des grossen eigenen Wuchsstoffgehaltes bei meinem Material war ich im Stande diese Bestätigung zu erbringen.

Ich bestimmte jede Viertelstunde die Wuchsstoffdifferenz zwischen Ober- und Unterseite. Aus der Tabelle 15

und der graphischen Darstellung (Abb. 10) ergibt sich, dass *die einseitige Verteilung des Wuchsstoffes in der dritten Viertelstunde nach dem Horizontallegen eintritt*; die prozentuale Verteilung bleibt während der nächsten Stunden gleich gross; diesen Schluss zog bereits Dijkman auf Grund seiner Zahlen. Messen wir die geotropische Präsentationszeit in der gewöhnlichen Weise, so ergeben sich ähnliche Zahlen; auch hier beobachtete ich die ersten

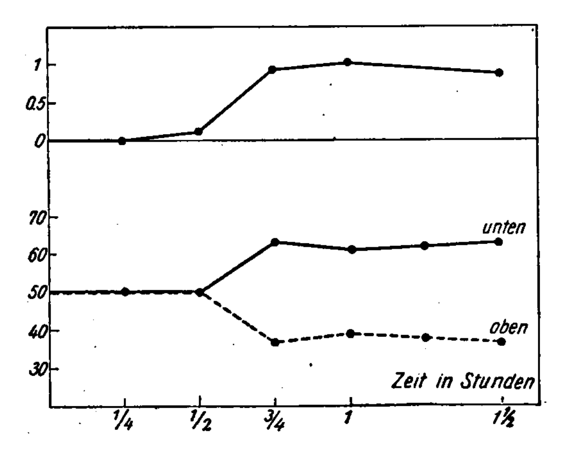


Abb. 10. Beziehung zwischen der ungleichen Wuchsstoffverteilung und der Zunahme der Krümmung geotropisch gereizter Epikotyle von Vicia Faba. Die obere Kurve zeigt die Zunahme der Krümmung in Graden; die untere den Wuchsstoffgehalt von Unter- und Oberseite in Prozenten.

Unterschiede im Wachstum zwischen Ober- und Unterseite in der dritten Viertelstunde. Danach nimmt der Krümmungswinkel noch zu, aber die Krümmungszunahme je Viertelstunde bleibt während der nächsten Stunden ungefähr gleich; sie lässt sich mit der Kurve des Wuchsstoffgehaltes nach Eintritt der ungleichen Wuchsstoffverteilung vergleichen. Dies ist also eine weitere Stütze für die Wuchs-

stofftheorie des Geotropismus von Cholodny—Dolk (1927—1930), in dem von Dijkman erweiterten Sinne.

TABELLE 15.

Auftreten der einseitigen Wuchsstoffverteilung nach Horizontallegen. Nur die Prozentzahlen der Wuchsstoffwerte sind angegeben. Es wurden 14—18 Pflanzen je Bestimmung verwendet.
O = Oberseite, U = Unterseite.

Datum 1933	Nach 15 Min.		Nach 30 Min.		Nach 45 Min.		Nach 60 Min.		Nach 75 Min.		Nach 90 Min.	
	U	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U	O
6.10.I.	52	48	46	54	62	38	—	—	—	—	—	—
II.	—	—	48	52	—	—	59	41	—	—	61	39
9.10.	—	—	50	50	60	40	63	37	61	39	—	—
11.10.	50	50	—	—	63	37	58	42	67	33	—	—
17.10.	—	—	49	51	—	—	56	44	60	40	—	—
23.10.	—	—	—	—	—	—	69	31	—	—	—	—
27.10.	48	52	57	43	67	33	—	—	59	41	65	35
Mittelwerte:	50	50	50	50	63	37	61	39	62	38	63	37

Aber wir kehren zur Besprechung des Gaseinflusses zurück. Eine Bestimmung des Wuchsstoffgehaltes der oberen und unteren Hälfte der Zylinder bei Gaspflanzen war wegen ihres geringen Wuchsstoffgehaltes schwierig. Dennoch erhielt ich folgende Daten:

TABELLE 16.

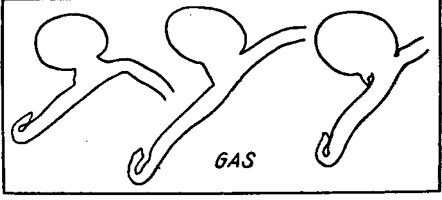
Einseitige Verteilung des Wuchsstoffes bei Gaspflanzen in Horizontallage.

Datum 1933	Wuchsstoffverteilung		Zahl der Pflanzen Unterseite	Zahl der Pflanzen Oberseite	Extraktionszeit in Stunden
	Unterseite	Oberseite			
20.10.	1,4° ± 0,4	4,1° ± 0,7	18	16	2
7.11.	0,9° ± 0,3	2,0° ± 0,3	16	20	5
8.11.	2,5° ± 0,5	4,0° ± 0,6	23	25	4
14.11.	4,1° ± 0,7	5,9° ± 1,1	18	13	4
15.11.	3,1° ± 0,6	4,1° ± 0,6	25	23	4
Total	12,0°	20,1°	100	97	

Die obere Hälfte enthielt also immer den meisten Wuchsstoff. Den Wert der absoluten Differenz muss man nicht allzu hoch ausschlagen, denn sie ist wegen der sehr geringen Krümmungswinkel vielleicht noch etwas zu gross. Aber ich glaube dennoch einen Unterschied nachgewiesen zu haben.

§ 20. *Einfluss der Schwerkraft auf das horizontale Wachstum der Sprosse von Vicia.*

Neljubow (1911) glaubte zeigen zu können, dass horizontal gewachsene Gaspflanzen immer wieder die horizontale Lage aufsuchen, wenn man sie der Schwerkraft aussetzt. Auf diese Weise kommt er zu der Annahme, die horizontale Nutation im Sinne von Wiesner sei nicht autonom, sondern es trete ein transversaler Geotropismus auf.



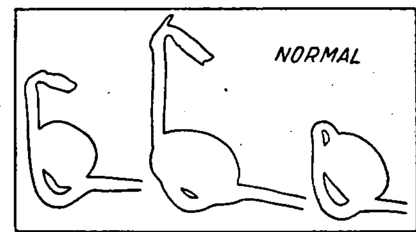


Abb. 11a. Einfluss der Richtung der Schwerkraft auf die horizontale Nutation.

Es schien mir angebracht, das geotropische Verhalten von Vicia-Pflanzen in Gas nochmals zu untersuchen.

Dazu pflanzte ich in dieselben Zinkgefässe, worin sonst Avena-Koleoptilen gezogen werden, Samen von Vicia Faba, und setzte die eine Hälfte von ihnen dem Gase aus; die Pflanzen waren wieder in drie Reihen geteilt:

1. Horizontaler Stand;
2. Vertikaler Stand; die Seite, an der der Spross aus dem Samen erscheint, ist nach oben gerichtet;

3. Ebenso, nur ist diese Seite nach unten gerichtet.

Täglich bekamen die Pflanzen frische Luft, beziehungsweise neues Gas. Nach 8 Tagen werden die Pflanzen aus den Blechkästen genommen, mit Stecknadeln auf photographisches Papier gesteckt, und ein Schattenbild an-

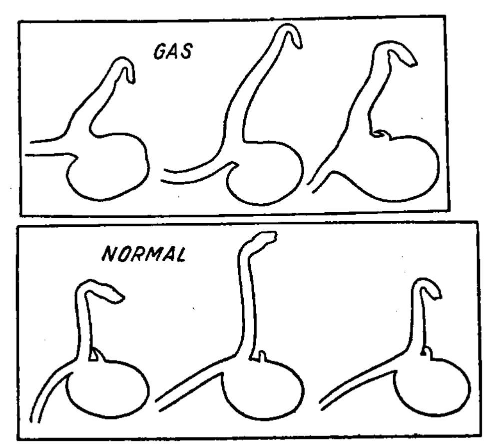


Abb. 11b. Einfluss der Richtung der Schwerkraft auf die horizontale Nutation.

gefertigt. Abb. 11 zeigt uns Zeichnungen, die nach diesen Schattenbildern angefertigt wurden. Ein Einfluss des Geotropismus auf die horizontale Nutation ist nicht zu erkennen!

Ergebnisse der Versuche mit Vicia Faba.

Durch Aethylen wird das Wachstum von Vicia Faba-Keimlingen stark herabgesetzt. Die Hemmung erstreckt sich gleichmässig über alle Zonen.

Die Epikotyle enthalten sehr viel Wuchsstoff, bei jungen Pflanzen in allen Zonen gleich viel, bei älteren in den unteren Zonen weniger. In Aethylen wird die Wuchsstoffabgabe sehr stark herabgesetzt, sodass nur eine ganz geringe Menge übrig bleibt.

Die einseitige Verteilung des Wuchsstoffes und die geotropische Krümmung beginnen zur gleichen Zeit, in der dritten Viertelstunde nach Anfang der geotropischen Reizung.

Durch den Einfluss von Aethylen ist der übrig gebliebene Wuchsstoff in vergasten Pflanzen einseitig verteilt; die obere Hälfte enthält den meisten Wuchsstoff.

FÜNFTER ABSCHNITT.

§ 21. *Übersicht der Ergebnisse und der daraus zu ziehenden Folgerungen; Theorie.*

Kurz zusammengefasst sind die Ergebnisse folgendermassen zu formulieren:

A. **Avena.**

1. Aethylen verringert das Streckungswachstum (§ 8).
2. Aethylen verringert die Wuchsstoffproduktion (§ 9).
3. Aethylen fördert das Dickenwachstum (§ 8).
4. Aethylen beeinflusst weder den Wuchsstofftransport noch den Wuchsstoffverbrauch (§ 10).
5. Aethylen fördert das Vermögen, auf Wuchsstoff zu reagieren, vorübergehend (§ 11).

B. **Vicia.**

6. Aethylen verursacht ein horizontales Wachstum, das von der Schwerkraft nicht beeinflusst wird (§ 17 und 20).
7. Aethylen verringert am stärksten die Wuchstoffabgabe (§ 18).
8. Aethylen verursacht eine Verteilung der übriggebliebenen Wuchsstoffmenge, wobei die Oberseite am meisten bekommt (§ 19).

C. **Allgemein.**

9. Aethylen ändert die Wirksamkeit einer direkt zugeführten Auxinlösung nicht im geringsten (Siehe S. 735).

Welche Folgerungen dürfen wir aus diesen Tatsachen ziehen? Zu (1) und (2): Es hat sich herausgestellt, dass gleichzeitig mit der schon längst bekannten starken Hemmung des Streckungswachstums eine bedeutende Verringerung der abgegebenen Menge wirksamen Wuchsstoffes eintritt. Schon F. W. Went (1928) hat festgestellt, dass ohne Wuchsstoff kein *Streckungs*wachstum möglich is. Absichtlich sage ich: Streckungswachstum; denn, wie sich aus (3) ergibt, kann man wohl ein starkes Dickenwachstum feststellen. Dies gilt auch für vergaste Keimpflanzen von Vicia, die nur noch sehr wenig Wuchstoff enthalten. Anscheinend ist das Dickenwachstum vom Wuchsstoffgehalt viel unabhängiger als das Streckungswachstum.

Wie verändern sich die Zellen, wenn dies Dickenwachstum auftritt? Auf Schnitten (§ 8) sehen wir breite, kurze Zellen mit dicken, geschichteten Wänden; eine Plastizitätserhöhung hat anscheinend nicht statt gefunden (siehe Heyn 1931). Wohl aber ist eine Substanzvermehrung der Zellwände (durch Apposition oder Intussusception) aufgetreten.

Dies bestätigt also die Ansicht von Heyn, dass sich bei der Wuchsstoffeinwirkung auf die Zellstreckung primär die Plastizität der Zellwand ändert und dass erst später die überdehnte Membran durch Intussusception neuer Teilchen fixiert wird. Söding (1934) nimmt dagegen auf Grund seiner Versuche mit sich streckenden Organen an, dass bei der Zellstreckung sofort Intussusceptionswachstum auftritt. Da sich aus den vorliegenden Versuchen ergibt, dass in Aethylen infolge der Schädigung der Wuchsstoffproduktion keine Streckung, wohl aber Dickenwachstum durch Intussusception eintritt, scheint mir die Ansicht von Söding zum mindesten zweifelhaft.

Die Zufuhr neuer Baustoffe aus den Wurzeln zu den Sprosszellen wird in Aethylen vermutlich wenig gestört; hierfür spricht, dass die Gaspflanzen stark guttieren und

keine besonderen Transpirationsstörungen aufweisen. Infolge der Substanzvermehrung der Zellwände werden die Sprosse also dicker, dadurch werden die elastische Dehnbarkeit und die elastische Dehnung erniedrigt (siehe Heyn 1931). Die Zellstreckung, die normalerweise die Wände länger und dünner macht, tritt infolge der durch das Aethylen stark verringerten Menge wirksamen Wuchsstoffes nahezu nicht auf. Die Zellen *bleiben* kurz und dick, die Lage stabilisiert sich, und eine nachträgliche Wuchsstoffzufuhr verändert an diesen Zellen nicht viel mehr. Dennoch habe ich die Tendenz eines Ausgleiches nachweisen können. Die vorübergehende förderende Wirkung des Aethylens auf das Wuchsstoffreaktionsvermögen (5) zeigt, dass die untersetzten Zellen auf die Zufuhr künstlichen Wuchsstoffes mit einer übernormalen Zellstreckung reagieren.

Man kann diese Reaktion deuten als einen Versuch, wieder normale Verhältnisse herzustellen.

Also sind bei Avena die Beschädigungen, die durch Aethylengas verursacht werden, auf eine Hemmung der Wuchsstoffbildung zurückzuführen.

Durch das Aethylen wird die Wuchsstoffwirkung stark eingeschränkt. Unter diesen stark veränderten Umständen wächst der Spross von *Vicia Faba* horizontal und reagiert nicht mehr auf die Wirkung der Schwerkraft (6).

Der Spross der Keimpflanzen von Vicia Faba ist im Prinzip dorsiventral gebaut, verhält sich aber orthotrop (Benecke—Jost Pfl. Phys. 4 Aufl. 1923 Bd. II S. 284). Die Dorsiventralitätskrümmungen werden durch den starken negativen Geotropismus vollkommen aufgehoben. Infolge der Gaseinwirkung verschwindet gleichzeitig mit dem grössten Teil des wirksamen Wuchsstoffes die geotropische Empfindlichkeit (7). Ohne viel Wuchsstoff ist hier kein Geotropismus möglich. Nun äussert sich die bisher unterdrückte Dorsiventralität, und die horizontale Nutation

tritt auf. Der übrig gebliebene Wuchsstoff ist in den horizontalen Sprossen einseitig verteilt (8), die dorsale Seite bekommt am meisten.

Diesen Zustand verdeutlicht man am besten durch das folgende Bild: Bei Hochwasser ist ein Flussbett vollkommen gefüllt, wir sehen eine einheitliche gerade Wasserfläche. Doch liegt auf dem Boden eine Sandbank. Nimmt nun das Wasser des Flusses erheblich ab, so strömt das Wasser nur an der einen Seite des Flussbettes, die Sandbank wird trocken liegen. So ist es auch im Falle der horizontalen Nutation unserer Keimpflanzen. Der einseitige Wuchsstoffstrom tritt erst zutage, wenn der Hauptstrom infolge der Gaseinwirkung abgedämmt ist.

Wir können also die horizontale Nutation, im Anschluss an die alten Anschauungen von Wiesner, bezeichnen als eine autonome Epinastie, die von vorn herein durch eine inhärente Dorsiventralität bedingt ist (siehe u.a. Rawitscher 1925; 1932).

Von Guttenberg (in: Fortschr. d. Bot. 1932) und seine Schüler Hennings und Freytag (1931) geben die folgende Erklärung für die sogenannte autonome oder inhärente Epinastie dorsiventraler Pflanzenteile. Nach einer Besprechung der Arbeit von Frl. Uyldert sagt er (zitiert nach S. 241):

> „Die Erklärung läge darin, dass die Dorsiventralität dieser Organe nicht nur eine äusserliche, sondern auch eine innerliche (plasmatische) ist, indem von sich aus, die eine dorsale Seite den Wuchsstoff ausschliesslich oder doch vorwiegend passieren lässt. Die Epinastie muss dann stets in Erscheinung treten, wenn eine inducierte Polarität, wie z.B. Schwerkraft oder Licht bewirken, fehlt, und sie wird in dem Moment ausgeschaltet, wenn eine Polarisation von aussen her erfolgt."

In dies Schema fügt sich das Verhalten der Sprosse

von Vicia Faba unter Einfluss des Aethylens sehr gut ein. Mit Hilfe des Aethylens kann man die sonst verborgene autonome, inhärente Epinastie untersuchen.

Die ganz kleine Menge (0,0005 %) Aethylen vernichtet die Wirksamkeit des Wuchsstoffes bei Vicia fast vollkommen, der Wuchsstoff ist nur in Spuren vorhanden; die Möglichkeit, dass Aethylen den Wuchsstoff rein chemisch abbau, liegt auf der Hand, ist aber vom chemischen Standpunkte aus gesehen Unsinn. Dennoch habe ich Aethylen drei Stunden lang durch die Hälfte einer Auxinlösung aufsprudeln lassen; die andere Hälfte blieb zur Kontrolle unbehandelt. Das Ergebnis war:

Aethylen-plättchen	8,7 ± 0,4	19 Pfl.
Kontrolle	9,1 ± 0,6	18 Pfl.

Ein direkter Einfluss von Aethylen auf Auxin ist also nicht nachzuweisen. Nach den Versuchen von § 11 war dies schon zu erwarten: auch dort schädigt das Gas das Auxin in den Würfelchen nicht.

Kann man sich nun eine einheitliche Vorstellung vom Aethyleneinfluss auf die Pflanzen machen? Die Einwirkung auf das Streckungswachstum ist jedenfalls auf die Beeinflussung der Abgabe wirksamen Wuchsstoffes zurück zu führen. Weiter ist nach meinen Befunden auch das merkwürdige horizontale Wachstum verständlich. Aber die Aufzählung im Anfang dieser Arbeit ergibt, dass noch andere, von mir nicht untersuchte Gaseinflüsse bestehen. Trotzdem kann ich auch hierüber etwas mehr sagen als im Anfang.

Die Epinastie erwachsener Blätter in Aethylen (Crocker, Zimmerman & Hitchcock 1932) ist vielleicht auf ähnliche Ursachen zurückzuführen wie die horizontale Nutation; letztere beruht ja auch auf einer Epinastie. Schon Schwarz (1927) zeigte, dass hier ein erhöhtes Wachstum der oberen Seite der Blattstengel vorlag,

Crocker c.s. bestätigten dies. Die an Keimpflanzen gewonnenen Erfahrungen haben mir gezeigt, dass die Gasbeschädigungen dort eine Folge des Wuchsstoffmangels sind. Wenn es sich herausstellen sollte, dass bei erwachsenen Blättern in Aethylen die Erscheinung der Epinastie ebenfalls durch Wuchsstoffmangel bedingt wird — so lange noch kein Hemmungsstoff nachgewiesen worden ist, halte ich das für sehr wahrscheinlich — dann würde hier ein stärkeres Wachstum auftreten bei Verminderung des Wuchsstoffvorrates, mit anderen Worten unter normalen Umständen hält der Wuchsstoff die Blattepinastie im Zaum. Dann bestünde hier ein ähnlicher Zustand wie bei den Seitenknospen von Vicia (Snow, Thimann & Skoog): **der Wuchsstoff ist nicht nur der Wachstum „auslösende Reiz," wie man früher dachte, sondern dies pflanzliche Hormon hat oft eine regulierende Funktion, es hält die verschiedenen Lebensprozesse der Pflanzen miteinander im Gleichgewicht.**

Die übrigen Aethyleneinflüsse sind mit unseren jetzigen Kenntnissen schwerer zu deuten. Die Verkürzung der Ruheperioden und die Beschleunigung der Fruchtreife sind Beeinflussungen enzymatischer Prozesse, deren Wuchsstoffverhältnisse, wenn sie überhaupt bestehen, noch vollkommen unbekannt sind.

Meiner Meinung nach sind für die Frage nach der Bildung des Wuchsstoffes in den Zellen folgende Punkte von Wichtigkeit:

1. Sehr geringe Mengen von Aethylen hemmen bei Epikotylen von Vicia Faba die Abgabe wirksamen Wuchsstoffes sehr erheblich. Diese starken Hemmungen durch Spuren eines Giftes treten vielfach bei enzymatischen Prozessen auf: ich nenne z.B. die vollständige Hemmung der Wirkung des Atmungsfermentes durch Spuren von HCN, H_2S, CO und andere sogenannte spezifische

Hemmungsstoffe (Warburg 1921; 1925). Da von Aethylen ebenfalls absorbierende Eigenschaften bekannt sind (Nord und Franke 1927), ist vielleicht ein Vergleich zwischen derartigen Hemmungen und den in dieser Arbeit beschriebenen Einwirkungen auf die Wuchsstoffproduktion zu erwägen.

2. Bonner (1933) zeigte, dass diese Warburg'schen Hemmungen auch auftreten bei Koleoptilzylindern, die sich unter Einfluss von Wuchsstoff strecken. Die Wirkung des Wuchsstoffes auf das Wachstum wird nach seinen Angaben unter anderem durch eine Erhöhung der Atmung bedingt.

3. Sehr geringe Mengen Aethylen wirken ausser auf die Abgabe von Wuchsstoff auch stark auf die Fruchtreifung und die Länge der Ruheperioden ein; beides sind enzymatische Prozesse. Das gleiche gilt für die Fermentierung von Tabaksblättern, die durch Aethylen ebenfalls beschleunigt wird (Rossi 1933).

4. Mit anorganischen Katalysatoren, nämlich einigen Schwermetallen, bildet Aethylen komplexe Verbindungen.

Alle diese Punkte weisen m.E. in die Richtung, dass die Bildung des Wuchsstoffes in der Zelle auf einem enzymatischen Prozesse beruht.

Zusammenfassung. Eine Übersicht über das in dieser Arbeit festgestellte Tatsachenmaterial findet man auf S. 731.

Wir können daraus schliessen, dass die Aethyleneinwirkung bei Avena besonders die Wuchsstoffproduktion und damit das Streckungswachstum trifft.

Die horizontale Nutation bei Vicia Faba wird von einer autonomen Epinastie verursacht, die erst zum Vorschein kommt, wenn die geotropische Empfindlichkeit durch die

Gaswirkung abgeschwächt ist. Etwas Ähnliches tritt vielleicht bei der Epinastie erwachsener Blätter auf.

Die Vermutung wird geäussert, dass die Wuchsstoffbildung auf einem enzymatischen Prozess beruht.

Ich möchte diese Arbeit nicht beenden, ohne meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went, meinen herzlichsten Dank ausgesprochen zu haben für seine hervorragende Leitung bei dieser Untersuchung.

Utrecht. *Botanisch Laboratorium.*

Literaturverzeichnis.

Abderhalden, E., Handbuch der physiologischen Arbeitsmethoden I. 4. 36.

Benecke—Jost. Pflanzenphysiologie, 4. Aufl. 1923, B. II. S. 284.

Bonner, James, (1933): Studies on the Growth Hormone of Plants, IV. On the Mechanism of the Action. Proc. Nat. Ac. Sci. 19. No. 7. 717.

———, (1933): The Action of the Plant Growth Hormone. Journ. Gen. Phys. 17, 63.

Boysen Jensen, P., (1913): Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avenakoleoptile. Berichte d. deutsch. Bot. Ges. 31, 559.

———, (1933): Über den Nachweis von Wuchsstoff in Wurzeln. Planta 19.

Buy, H. G. du, (1933): Über Wachstum und Phototropismus von Avena sativa. Rec. Trav. Bot. Néerl. 30, 798.

——— und Nuernbergk, E., (1932): Phototropismus und Wachstum der Pflanzen, I. Teil, Erg. Biol. 9, 358.

Chace, E. M. and Denny, F. E., (1924): Use of Ethylene in the coloring of Citrus Fruit. Ind. Eng. Chem. 16, 339.

Cholodny, N., (1927): Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. Biol. Zentr. Bl. 47, 604.

———, (1929): Wachstum des vertikal und horizontal orientierten Stengels. Planta 7, 702.

———, (1930): Mikropotometrische Untersuchungen über das Wachstum und die Tropismen der Koleoptile von Avena sativa. Jahrb. f. wiss. Bot. 73, 720.

———, (1931): Zur Physiologie des pflanzlichen Wuchshormons. Planta 14.

Crocker, W., Zimmermann, P. W. and Hitchcock, A. E., (1932): Ethylene-induced Epinasty of Leaves and the Relation of Gravity to it. Contrib. Boyce Thomps. Inst. 4, 177.

Davis, W. B. and Church, C. G., (1931): The Effect of Ethylene on the chemical Composition and the Respiration of the ripening Japanese Persimmon. Journ. Agric. Res. 42, 165.

Denny, F. E., (1924*a*): Hastening the Coloration of Lemons. Journ. Agric. Res. 27, 757.

———, (1924*b*): Effect of Ethylene upon Respiration of Lemons. Bot. Gaz. 77, 322.

———, (1926): Hastening the Sprouting of dormant Potato Tubers. Americ. Journ. of Bot. 13, 118.

Dijkman, M. J., (1934): Wuchsstoff und geotropische Krümmung bei Lupinus. Rec. Trav. Bot. Néerl. 31, 391.

Dolk, H. E., (1930): Geotropie en Groeistof. Diss. Utrecht.

Doubt, Sarah L., (1917): The Response of Plants to Illuminating Gas. Bot. Gaz. 63, 209.

Erlenmeyer und Bunte, (1873): Liebig's Annalen d. Chem. 168, 64.

Freytag, H., (1931): Untersuchungen über die Plagiotropie der Blätter von Tropaeolum. Planta 12, 267.

Girardin, J. P. L., (1864): Einfluss des Leuchtgases auf die Promenaden- und Strassenbäume. Jahresber. Agrik. Chem. 7, 199.

Gorter, Chr. J., (1932): Groeistofproblemen bij wortels. Diss. Utrecht.

Guttenberg, H. von, (1932): in „Fortschritte der Botanik" herausgegeben v. F. von Wettstein. Berlin.

Harvey, E. M., (1915): Some Effects of Ethylene on the Metabolism of Plants. Bot. Gaz. 60, 193.

Harvey, R. B., (1925): Blanching Celery. Minn. Agric. Exp. Sta. Bull. 222.

Hennings, F., (1931): Untersuchungen über die Plagiotropie der Coleusseitensprosse. Planta 12, 239.

Heyn, A. N. J., (1931): Der Mechanismus der Zellstreckung. Rec. Trav. Bot. Néerl. 28, 113.

———, (1934): Die Plastizität der Zellmembran unter Einfluss von Wuchsstoff. Proc. Kon. Akad. Wet. Amst. 37, 180.

——— und Overbeek, J. van, (1931): Weiteres Versuchsmaterial zur plastischen und elastischen Dehnbarkeit der Zellmembran. Proc. Kon. Akad. Wet. Amst. 34, 1190.

Jaccard, P., (1893): Influence de la pression des Gaz sur le développement des végétaux. Rev. Générale de Bot. 5, 289.

Jordan, H. J. und Hirsch, G. C., (1927): Übungen aus der vergleichenden Physiologie. Berlin.

Knight, L. J. and Crocker, W., (1913): Toxicity of Smoke. Bot. Gaz. 55, 337.

Kny, L., (1871): Um den Einfluss des Leuchtgases auf die Baumvegetation zu prüfen, Bot. Zeit. 29, 852; 867.

Kögl, F., (1933): Über Auxine. Zeitschr. f. angew. Chem. 46, 469.

———, Haagen Smit, A. J. und Erxleben, Hanni, (1932): Über ein Phytohormon der Zellstreckung. Reindarstellung des Auxins aus menschlichem Harn. Ztschr. f. physiol. Chem. 214, 241.

Kostytschew—Went, (1931): Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. II. Berlin.

Mack, W. B., (1927): The Action of Ethylene in Accelerating the Blanching of Celery. Plant. Physiol. 2, 103.

——— and Livingstone, B. E., (1933): Relation of Oxygen Pressure and Temperatur to the Influence of Ethylene on Carbondioxide Production and on Shoot Elongation in very young Wheat Seedlings. Bot. Gaz. 94, 625.

Malisoff, W. and Egloff, G., (1919): Ethylene. Journ. of Physic. Chem. 23, 65.

Molisch, H., (1911): Über den Einfluss des Tabakrauches auf die Pflanze. Sitzg. Ber. K. u. K. Akad. Wien 120, I. 3, 813.

Neljubow, D., (1901): Über die horizontale Nutation der Stengel von Pisum sativum und einiger anderer Pflanzen. Beih. Bot. Centralbl. 10, 128.

———, (1911): Geotropismus in der Laboratoriumsluft. Ber. deutsch. Bot. Ges. 29, 97.

Nord, F. F. and Franke, K. W., (1927): On the Mechanism of Enzym Action: II. Further Evidence confirming the Observation, that Ethylene increases the Permeability of Cells and acts as a Protector. Journ. Biol. Chem. 79, 27.

Overbeek, J. van, (1933): Wuchsstoff, Lichtswachstumsreaktion und Phototropismus bei Raphanus. Rec. Trav. Bot. Néerl. 30, 539.

Paàl, A., (1919): Über phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot. 58, 406.

Pfältzer, J. W., (1934): Lengtekracht, groeistof en groei bij het coleoptiel van Avena sativa. Diss. Utrecht.

Priestley, J. H., (1926): Light and Growth. New Phytol. 25, 145.

Rawitscher, F., (1925): Beiträge zur Theorie des Plagiogeotropismus. Zeitschr. f. Bot. 17, 212.

———, (1932): Der Geotropismus der Pflanzen, Jena.

Receimbal, R. O., Vacha, G. A. and Harvey, R. B., (1927): The Effect of Ethylene on the Respiration of Bananas during Ripening. Plant. Physiol. 2, 357.
Richter, O., (1903): Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 21, 180.
———, (1906): Über den Einfluss verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitz. Ber. K. u. K. Akad. Wien, 115, I. 1.
———, (1910): Die horizontale Nutation. Ebenda 119, I. 1.
Rossi, U., (1933): La Etilenazione del Tabaco. Bollet. Tecn. Ist. Sper. „Leonardo Angeloni" Scafati, 30, 223. (Resumé en français).
Sachs, J., (1874): Lehrbuch der Botanik 4. Auflage S. 828/29.
Schmitz, H., (1933): Über Wuchsstoff und Geotropismus bei Gräsern. Planta 19, 614.
Schwartz, Hanna, (1927): Zur Beeinflussung des Wachstums durch gasförmige und flüssige Reizstoffe. Flora, N. F., 22, 76.
Snow, R., (1925): The Correlative Inhibition of the Growth of Axillary Buds. Ann. of Bot. 39, 841.
———, (1931—32): Experiments on Growth and Inhibition I—III. Proc. Roy. Soc. London, B. 108, 209; 305; B. 111, 86.
———, (1932): Growth Regulators in Plants. New Phytol. 31.
———, (1933): The Nature of the Cambial Stimulus. New Phytol. 32, 288.
Söding, H., (1934): Über die Wachstumsmechanik der Haferkoleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot. 79, 231.
Sorauer, P., (1916): Untersuchungen über Leuchtgasbeschädigungen. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 26, 129.
Späth und Meyer, (1873): Beobachtung über den Einfluss des Leuchtgases auf die Vegetation von Bäumen. Landw. Versuchsstat. 16, 336.
Thimann, K. V. and Skoog, F., (1933): Studies on the Growth Hormone of Plants III. The Inhibiting Action of the Growth Substance on Bud Development. Proc. Nat. Ac. of Sci. 19, No. 7, 714.
Uyldert, Ina E., (1931): De invloed van groeistof op planten met intercalaire groei. Diss. Utrecht.
Vacha, G. A. and Harvey, R. B., (1927): The Use of Ethylene, Propylene and similar Compounds in Breaking the Rest Period of Tubers, Bulbs, Cuttings and Seeds. Plant. Physiol. 2, 187.
Virchow, R., (1874): Einfluss des Leuchtgases auf die Baumvegetation. Jahresber. Agrik. Chem. 13—15, 237.

Wächter, W., (1905): Chemonastische Bewegungen der Blätter von Calisia repens. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 23, 379.

Warburg, O., (1921): Biochem. Zeitschr. 119, 161.

———, (1925): Über die Wirkung der Blausäure auf die alkoholische Gärung. Biochem. Zeitschr., 165, 196.

———, (1928): Die katalytischen Wirkungen der lebendigen Substanz, Berlin.

Wehmer, C., (1917/18): Leuchtgaswirkungen auf Pflanzen 1—5. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 35, 135; 318; 403; 36, 140; 460.

Went, F. W., (1928): Wuchsstoff und Wachstum. Rec. Trav. Bot. Néerl. 25, 1.

Wey, H. G. van der, (1931): Die quantitative Arbeitsmethode mit Wuchsstoff. Proc. Kon. Akad. Amst. 34, 875.

———, (1932): Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. Rec. Trav. Bot. Néerl. 29, 279.

———, (1934): On the Occurrence of Growth Substance in marine Algae. Proc. Kon. Akad. Wet. Amst. 36, 759.

———, (1934): Über Wuchsstoff bei Elaeagnus angustifolius. Ebenda 36, 761.

Wieler, A., (1883): Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs. Unters. aus d. Bot. Inst. Tübingen, I. 206.

Wiesner, J., (1878): Die undulierende Nutation der Internodien. Sitz. Ber. K. u. K. Ak. Wien, 77, 15.

Wolfe, H. S., (1931): Effect of Ethylene on the Ripening of Bananas. Bot. Gaz. 92, 337.